SÉRIE A, Nº ORSAY
Nº D'ORDRE
8

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

CENTRE D'ORSAY

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

PAR

Sadi ESSAD

1re THÈSE

ÉTUDE GÉNÉTIQUE ET CYTOGÉNÉTIQUE DES ESPÈCES *LOLIUM PERENNE* L., *FESTUCA PRATENSIS* HUDS. ET DE LEURS HYBRIDES

2e THÈSE

Propositions données par la Faculté.

Soutenues en 1962 devant la Commission d'Examen :

MM. MANGENOT *Président.*
L'HÉRITIER, RIZET } *Examinateurs.*

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Série A, N° Orsay
N° d'ordre
8

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

CENTRE D'ORSAY

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

PAR

Sadi ESSAD

1re THÈSE

ÉTUDE GÉNÉTIQUE ET CYTOGÉNÉTIQUE DES ESPÈCES *LOLIUM PERENNE* L., *FESTUCA PRATENSIS* HUDS. ET DE LEURS HYBRIDES

2e THÈSE

Propositions données par la Faculté.

Soutenues en 1962 devant la Commission d'Examen :

MM. MANGENOT *Président.*
L'HÉRITIER, RIZET } *Examinateurs.*

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

PROFESSEURS

Doyen		M. ZAMANSKY.
G. JULIA	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
DE BROGLIE	T	Théories physiques.
PRENANT	T	Anatomie et Histologie comparées.
GRASSÉ	T	Évolution des êtres organisés.
PRÉVOST	T	Chimie organique.
CHAUDRON	T	Chimie appliquée.
WYART	T	Minéralogie et Cristal.
TEISSIER	T	Zoologie.
MANGENOT	T	Biologie vég. (Orsay).
AUGER	T	Physique quantique et Relativité.
MONNIER	T	Physiologie générale.
PIVETEAU	T	Paléontologie.
ROCARD	T	Physique (E. N. S.).
CARTAN	T	Mathématiques (E. N. S.).
LAFFITTE	T	Chimie générale.
FAVARD	T	Géométrie supérieure.
COULOMB	T	Physique du Globe.
Mlle COUSIN	T	Biologie animale (S. P. C. N.)
CHRÉTIEN	T	Chimie générale.
DRACH	T	Zoologie.
KASTLER	T	Physique (E. N. S.).
EPHRUSSI	T	Génétique.
RIVIÈRE	T	Géologie (S. P. C. N.) et Sédim.
GAUTHERET	T	Biologie vég. (P. C. B.).
LUCAS R.	T	Recherches physiques.
THOMAS A.	T	Biologie cellulaire.
ARNULF	T	Optique appliquée.
MORAND	T	Physique Enseignement.
SOLEILLET	T	Physique (P. C. B.).
FORTIER	T	Mécanique exp. des Fluides.
DANJON	T	Astronomie.
PETIT	T	Biologie maritime.
QUENEY	T	Météorologie et Dynamique atmosphérique.
GALLIEN	T	Embryologie.
EICHHORN	T	Botanique.
DE CUGNAC	T	Biologie végétale (S. P.C N.).
Mlle CAUCHOIS	T	Chimie physique.
THELLIER	T	Physique du Globe.
L'HÉRITIER	T	Biologie générale (Orsay).
GRIVET	T	Radioélectricité (Orsay).
PONCIN	T	Mécanique générale.
DUBREIL	T	Arithmétique et Théorie des nombres.
QUELET	T	Chimie organique.
CAGNIARD	T	Géophysique appliquée.
CHAMPETIER	T	Chimie macromoléculaire.
CUVILLIER	T	Micropaléontologie.
JUNG	T	Pétrographie.
TRILLAT	T	Microscopie et Diffraction électronique.
WIEMANN	T	Chimie organique et struc.
JACQUINOT	T	Spectroscopie et Physique céleste (Orsay).
VASSY	T	Physique de l'atmosphère.
DESTOUCHES	T	Théories physiques.
AMIEL	T	Chimie générale.
HOCART	T	Minéralogie et Cristallog.
MATHIEU J. P.	T	Physique (Optique).
COUTEAUX	T	Biologie animale (P. C. B.).
MAY	T	Zoologie (Orsay).
CHOQUET	T	Théorie des fonctions et Topologie.
FELDMANN	T	Biologie végétale marine.
GUINIER	T	Physique des Solides (Orsay)
JOST	T	Physiologie comparée.
FORTET	T	Calcul des Probabilités et Physique mathématique.
SCHWARTZ	T	Calcul diff. et intégral.
CHOUARD	T	Physiologie végétale.
MALAVARD	T	Aviation (Techn. aéronaut.).
BRELOT	T	Calcul diff. et intégral.
NORMANT	T	Synthèse organique générale.
BENARD	T	Chimie minérale.
BUVAT	T	Botanique (E. N. S.).
DUGUÉ	T	Statistiques Mathématiques.
SOULAIRAC	T	Psychophysiologie.
ULRICH	T	Physiologie végétale.
MARÉCHAL	T	Optique théorique et appl
KIRRMANN	T	Théories chimiques.
CHADEFAUD	T	Botanique.
Mlle LE BRETON	T	Physiologie de la nutrition
SALEM	T	Mathématiques générales.
LELONG	T	Applic. de l'analyse à la géométrie.
DEVILLERS	T	Anatomie et Histol. comp.
EHRESMANN	T	Topologie algébrique.
FRANÇON	T	Physique (S. P. C. N.).
GLANGEAUD	T	Géographie phys. et Géologie dynamique.
GODEMENT	T	Mathématiques (M. P. C.).
PISOT	T	Tech. mathém. de la Phys.
ROCH	T	Géologie.
SCHATZMAN	T	Astrophysique.
TERMIER	T	Paléontologie stratig.
ZAMANSKY	T	Mathématiques générales.
LENNUIER	T	Physique (M. G. P.).
RIZET	T	Génétique (Orsay).
ROUTHIER	T	Géologie appliquée.
Mme TONNELAT	T	Physique théorique.
DIXMIER	T	Mathématiques (M. P. G.).
SOUCHAY	T	Chimie générale.
AIGRAIN	T	Électrotechnique géné.
BRUSSET	T	Chimie systématique.
M. LÉVY	T	Physique théorique des hautes énergies (Orsay).
Mme CHAIX	T	Chimie biologique.
Mme HUREL-PY		Biologie végétale (PCB).
PIAUX	T	Chimie (M. P. C.).
BRUN	T	Mécan. théorique des Fluides.
LEDERER	T	Chimie biologique.
Mme DUBREIL	T	Mathém. (Agrégation).
Mme LELONG	T	Mathématiques (E. N. S.).
BELLAIR	T	Géologie (S. P. C. N.).
COTTE	T	Physique électricité.
DUBOIS J.-E.	T	Chimie organique.
LAMOTTE	T	Zoologie (E. N. S.).
MICHEL A.	T	Chimie minérale (Orsay).
OLMER	T	Énergétique générale.
ROUAULT	T	Électricité (Orsay).
GAUTHIER	T	Mécanique appliquée.
BARCHEWITZ	T	Chimie physique.
BROSSEL	T	Physique atomique.
BUSER	T	Physiologie comparée.
CAMUS	T	Physiologievég. B. M. P V.
CASTAING	T	Physique (Orsay).
CURIEN	T	Minéralogie et Cristallographie.
MOYSE	T	Physiologie végét. (Orsay).
NOIROT	T	Évolution des Etres org.
PANNETIER	T	Chimie générale (Orsay).
POSSOMPES	T	Zoologie.
PULLMANN	T	Chimie théorique.
TEILLAC	T	Physique nucl. et Radioactivité.
TONNELAT	T	Biologie physico-chim.
VILLE	T	Économétrie.
WILLEMART	T	Chimie (P. C. B.).
DODE	T	Chimie (Orsay).
FREYMANN	T	Recherches physiques.
GUINOCHET	T	Biol. vég. S.P.C.N. (Orsay).
ROLLET	T	Chimie (P. C. B.).
Mlle JOSIEN	T	Chimie S. P. C. N.
CHEVALLEY	T	Géométrie algébrique et Théorie des groupes.
ARNOULT	T	Électronique (Orsay).
CHAPELLE	T	Physique (Orsay).
DELANGE	T	Mathématiques (Orsay).
DENY	T	Mathématiques générales (Orsay).
GERMAIN	T	Mécan. théor. des fluides.
LUCAS G.	T	Géologie.
ALLARD	T	Chimie physique.
BERTHELOT	T	Phys. fondamentale des Hautes Énergies (Orsay)
BRICART	T	Météorologie et Phys. de l'Atmosphère.

Mme ALBE-FESSARD	T	Psychophysiologie.
FRIEDEL	T	Physique des Solides (Ors).
JULIA M.	T	Études des Moléculaires naturelles complexes.
LENDER	T	Biol. animale (SPCN) (Orsay.)
MAGAT		Physico-chimie des radio-éléments.
Mlle QUINTIN	T	Électrochimie.
MONOD	T	Chimie du métabolisme.
BENOIT	T	Physiol. anim. (Orsay).
DE POSSEL	T	Analyse numérique.
CHARLOT	T	Chimie analytique.
HAISSINSKY	T	Radiochimie.
LEMÉE	T	Physiol. vég. BMPV (Orsay).
GUÉRIN	T	Chimie M. P. C. (Orsay).
CHATELET M.	T	Chimie (P. C. B.).
JEAN	T	Physique nucléaire (Orsay)
MATTLER	T	Physique S. P. C. N. (Orsay).
MICHEL L.		Phys. théor. des Htes Énergies (Orsay).
BERGERARD	T	Zoologie (Orsay).
BERTEIN	T	Électronique (Orsay).
BOUISSIÈRES		Chimie des Radioéléments (Orsay).
Mme COUTURE	T	Thermodynamique et Méc. physique.
ELLENBERGER	T	Géologie appli. s/le terr.
FRANC		Biol. animale (P. C. B.).
SCHNELL		Botanique tropicale (Orsay).
STOLKOWSKI		Physiologie générale.
ACHER		Chimie biol. (Orsay).
BAUDOIN		Biologie animale P. C. B.
BEAUMONT		Biologie animale SPCN
BLAMONT	T	Géophysique Ionosphère.
BOURREAU		Botanique.
CURIE D.		Physique (M. G. P.). Géologie.
DURAND-DELGA		
FRÉON	T	Chimie organique (Orsay).
HELLER	T	Physiologie végétale.
TORTRAT	T	Calcul des Probabilités.
CAILLEUX		Géologie (S. P. C. N.).
MAGNAN	T	Physique (S. P. C. N.).
DAUDEL	T	Mécanique ondulatoire appl. à la Chim. théor. et à la Phys. nucléaire.
Mlle FOURCROY		Biol. végétale (S. P. C. N.).
Mme CHOQUET-BRUHAT	T	Méc. analytique et Méc. céleste.
Mlle VEIL		Physiologie générale.
LWOFF	T	Microbiologie.
SIESTRUNCK	T	Mécan. phys. et expérim.
LACOMBE	T	Métallurg. des métaux nucl.
BROCHARD	T	Physique P. C. B. (Orsay).
CABANNES	T	Mécanique générale.
LESIEUR	T	Mathématiques M. P. C. (Orsay).
MAZET	T	Mécanique générale (Orsay).
CAIRE		Géographie phys. et Géol. dynamique.
COMOLET	T	Mécanique des Fluides.
CORABŒUF		Physiologie animale.
DELLOUE		Physique de l'exosphère.
HOUILLON		Biologie animale P. C. B.
JULLIEN J.		Chimie P. C. B.
MALGRANGE	T	Tech. math. de la Phys.
OLIVIER		Antropologie.
NOZERAN	T	Botanique II (Orsay).
BLANC-LAPIERRE		Physique (E. N. S. Orsay).
CHEVAUGEON	T	Botanique (Orsay).
KAHANE	T	Mathématiques (Orsay).
SAMUEL	T	Mathématiques E.N.S. fém.
KOURGANOF	T	Astronomie (Orsay).
THIRY	T	Mécanipue céleste.

Secrétaire général ..... R. POULLAIN

« ÉTUDE GÉNÉTIQUE ET CYTOGÉNÉTIQUE DES ESPÈCES *LOLIUM PERENNE* L., *FESTUCA PRATENSIS* HUDS ET DE LEURS HYBRIDES »

S. ESSAD.

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes, Versailles. (S.-et-O.)

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41538112_0087

Je dédie cette thèse :

A MA FEMME

A CEUX QUI FURENT MES MAÎTRES

SOMMAIRE

I. — Introduction.

Position systématique des deux espèces.
Buts du croisement.

II. — Matériel et méthodes.

A. Le matériel végétal.
B. Hybridations, fécondations libres et autofécondations.
C. Mensurations.
D. Morphologie chromosomique et méioses.
E. Pollen et déhiscence staminale.
F. Traitements à la colchicine.

III. — Caractères somatiques des parents et des hybrides F_1.

A. Données bibliographiques:
  1° Morphologie externe;
  2° Anatomie des feuilles ;
  3° Caryologie.
B. Descriptions de morphologie externe et mensurations:
  1° Descriptions;
  2° Analyse de divers caractères quantitatifs.
C. Anatomie des feuilles :
  1° Structure fondamentale du limbe en coupes transversales ;
  2° Les structures spécifiques ;
  3° L'angle α.
D. La morphologie des chromosomes.
Conclusions.

IV. — La méiose chez les parents et les hybrides F_1.

Introduction.
A. Critères d'associations chromosomiques diploïdes.
B. Les associations chromosomiques des parents et hybrides F_1 :
  1° au niveau diploïde ;
  2° au niveau tétraploïde.
C. Autres caractéristiques de méioses.
D. La signification possible des ponts sans fragments.
Conclusion.

V. — La fertilité des parents et des hybrides F_1.

A. Fertilités polliniques :
  1° Précision et constance des mesures ;
  2° Relations entre la fertilité pollinique et la déhiscence staminale;
  3° Relations entre la fertilité pollinique et la méiose ;
  4° Valeurs obtenues.

B. Fertilités femelles :
1° Définition et méthodes de mesures : limitations ;
2° Valeurs obtenues ;
3° Discussion des résultats obtenus.

VI. — Caractères de la deuxième génération hybride.

A. Nombres chromosomiques R_1 et complément à l'étude des fertilités femelles F_1.
B. Caractères morphologiques et physiologiques.
C. Méioses et fertilités.
D. Discussion des résultats obtenus. Mise en évidence de phénomènes sélectifs.

VII. — Phénomènes sélectifs.

A. Mesure de l'introgression pour un caractère monofactoriel.
B. Signification génétique des résultats du recroisement par *Lolium*.
C. Les mécanismes sélectifs :
1° Effet maternel de sélection gamétophytique;
2° Estimation du nombre de facteurs de viabilité gamétophytique différentiels ;
3° Sélection sporophytique ;
4° Représentation schématique d'ensemble des mécanismes sélectifs postulés (fig. 48)

VIII. — Récapitulation et conclusion.

A. Rappel des principaux résultats :
1° Chromosomes ;
2° Fertilités ;
3° Caractères morphologiques et physiologiques.
B. Les interprétations.
C. Conclusion.

Résumé.

Références bibliographiques.

AVANT-PROPOS

Réalisé au Centre national de Recherches agronomiques, ce travail a pour point de départ une suggestion de J. REBISCHUNG dont la compétence et la solide amitié m'ont apporté une aide constante, inestimable.

Je dois à la confiance que M. MAYER, directeur de la Station centrale d'Amélioration des Plantes, m'a toujours témoignée, les moyens qui m'ont été nécessaires pour accéder à la Recherche puis pour réaliser cette étude.

J'ai acquis auprès de Mme CAUDERON les bases pratiques de mes connaissances en cytologie. Mme OMETZ fut pour moi une collaboratrice précieuse. M. LUCIANI et Mme LAURENCEAU m'ont apporté une assistance technique sans laquelle je n'aurais pu mener cet ouvrage à son terme actuel. J'ai aussi trouvé auprès de Mme LAFONTA une collaboration efficace pour mon travail de documentation et pour la transcription de mon manuscrit.

Qu'ils veuillent bien trouver ici l'expression de toute ma gratitude.

C'est aussi pour moi un très agréable devoir que d'offrir à M. le professeur MANGENOT, à M. le professeur RIZET et tout particulièrement à M. le professeur L'HÉRITIER pour ses encouragements, ses conseils et le temps qu'il a bien voulu me consacrer au cours de la rédaction de ce texte, le témoignage de ma profonde reconnaissance. J'ai été extrêmement sensible à leur grande bienveillance et ne saurais oublier quelle faveur ils ont accordée à ce modeste travail en acceptant de le juger et de lui apporter leur caution.

I. — INTRODUCTION

Les genres *Lolium* et *Festuca* s'opposent par un certain nombre de caractères dont les plus nets sont, des points de vue morphologique, anatomique, caryologique et évolutif, la complexité du genre *Festuca* et la clarté du genre *Lolium*. Chez celui-ci, si les relations entre espèces ne sont pas encore parfaitement déterminées, elles ne sauraient tarder à se préciser par la mise en œuvre des méthodes d'analyse bio-systématique (Clausen J., Keck D. D. et Hiesey W. M., 1945), mais dès à présent il est possible d'y constituer deux groupes bien définis ayant au moins la valeur d'espèces : les *Eulolium* G. et G. dont le type est représenté par le tryptique homogène *Lolium perenne* L., *Lolium italicum* A. Br. et *Lolium multiflorum* Lamk. qui n'ont pas entre eux valeur d'écospecies et les *Craepalia* Godr. répartis entre *Lolium temulentum* L. et *L. remotum* Schrank. exclusivement adventices (Rouy G., 1913 ; Essad, 1954). Nous n'avons pas encore eu l'occasion d'y préciser la situation des deux autres espèces reconnues : *L. subulatum* Vis. et *L. persicum*. *Lolium rigidum* Gaud. se situe dans la section *Eulolium*. Toutes ces espèces ont $2n = 14$ chromosomes, caractère remarquable chez les Graminées où l'on rencontre une variation polyploïde intragénérique importante. C'est le cas notamment du genre *Festuca* où les valeurs $2n$ déterminées varient de 14 à 70, variation en rapport avec le nombre des espèces reconnues et l'extension géographique du genre. La diversification des espèces du genre *Festuca* est extrême, tant morphologiquement (*Ovinae* Fries avec ses nombreuses espèces aux feuilles enroulées-subulées, *Subbulboseae* Nyman. avec une seule espèce, aux tiges renflées à la base et aux feuilles planes) que physiologiquement : nombreux hybrides interspécifiques jamais obtenus alors que toutes les combinaisons interspécifiques sont réalisables chez *Lolium*, exigences et localisations extrêmement variées des différentes espèces. Sur les 24 espèces reconnues par Rouy, 15 sont exclusivement montagnardes parmi lesquelles certaines sont strictement limitées quant à leur habitat (*F. glacialis* Miègev., F. *Sardoa* Hackel), 5 sont des espèces de lieux ombragés et humides en altitude faible ou moyenne, 1 seule, *Festuca dumetorum* L., se rencontre exclusivement dans les sables maritimes et dunes (de la Belgique à l'Espagne). Trois autres espèces, *Festuca pratensis* Huds., *F. ovina* L. et *F. duriuscula* L., bien que présentant des exigences particulières, se rencontrent dans des situations très diverses et possèdent une aire d'extension considérable (Europe, Asie, Amérique). Cette extension de l'habitat du genre *Festuca* l'emporte de beaucoup sur celle du genre *Lolium* qui ne possède, à notre connaissance, aucune aptitude particulière à s'établir en altitude ; *Lolium rigidum* (et *strictum*) et *L. subulatum* en particulier se rencontrent en milieux secs bien qu'elles ne soient pas xérophytiques, et les autres espèces du genre sont mésophytiques.

Ces deux genres sont séparés taxinomiquement par leur type d'inflorescence : épi typique du *Lolium* s'opposant à la panicule de la Fétuque et cette seule différence, importante il est vrai, les enferme dans deux tribus différentes, respectivement *Lolieae* Rouy et *Festuceae* Benth., elles-mêmes classées par Rouy dans deux sous-ordres

différents : *Secalineae* Rouy et *Festucineae* Rouy. Dans une étude publiée en 1960, Prat présente les conceptions actuelles en matière de systématique des Graminées ; et l'on y retrouve *Lolium* et *Festuca* placés respectivement dans les tribus des Hordées et des Festucées, sous-famille des Festucoïdées. Or, ce hiatus taxinomique considérable se heurte à l'évidence d'hybridations entre espèces appartenant à ces deux genres. Nous citerons pour mémoire les hybrides artificiels qui confirment l'origine supposée d'individus déjà observés dans la nature. Jenkin (1933, 1955) a obtenu les hybrides entre *Lolium perenne* et *Festuca pratensis, arundinacea, gigantea, rubra, heterophylla*, mais par contre il n'a pu réussir les hybrides entre *Festuca pratensis* et *F. capillata, heterophylla* et *rubra*. Il est remarquable que F. *rubra* et *heterophylla* se croisent avec *Lolium perenne* alors qu'avec *Festuca pratensis* ces deux espèces demeurent stériles.

La proximité phylétique ainsi exprimée entre ces deux genres devient parfaitement évidente lorsque l'on sait que l'appariement chromosomique chez l'hybride *Lolium perenne* × *Festuca pratensis* (*Festuca loliacea* Curt.) est parfaitement normal (Peto, 1933). L'existence d'un tel désaccord entre les données de l'analyse cytogénétique et la classification botanique donne à cet hybride un intérêt tout particulier qui justifie à lui seul l'approfondissement des recherches qui lui ont déjà été consacrées Cet hybride est par ailleurs susceptible d'apporter dans le domaine agronomique, des produits nouveaux présentant, sinon une synthèse complète des qualités des deux espèces parentes, tout au moins une amélioration sensible des aptitudes de l'une ou l'autre espèce. Comportement estival, résistance au froid et à la submersion sont en faveur de *Festuca pratensis* qui est de ce fait considérée comme plus « rustique » que *Lolium perenne*. L'avantage de celui-ci se manifeste par une meilleure qualité fourragère (lignification plus faible), mais sa culture n'est possible que dans des limites de climat océanique très strictes. La recherche d'une telle amélioration nous a conduit à réaliser de nouveaux hybrides F_1 à partir de souches sélectionnées et à reprendre l'analyse de ces hybrides en essayant de préciser au maximum leurs caractéristiques somatiques et germinales, en vue d'analyser les modalités de l'isolement reproducteur des espèces parentes.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

A. — Le matériel végétal

L'ensemble du matériel étudié ici a été cultivé à Versailles sur sol de limon à 40 × 40 cm avec un éclatage annuel ou bisannuel et des semis effectués au mois de septembre.

Cinq hybrides F_1 ont été obtenus et étudiés dans le cours de ce travail. LF 15 est issu d'un croisement contrôlé entre la souche *Lolium perenne* L 29, issue d'une population de Versailles et ayant subi deux générations d'autofécondation d'une part, et d'autre part la souche M 115 issue d'une population de Fétuques des Prés provenant des Marquoises (Manche). LF 16 provient d'un *L. perenne* (S 52) issu de la souche S 24 d'Aberystwyth ayant subi une génération d'autofécondation, castré et laissé en fécondation libre dans une pépinière de *Festuca pratensis* entre deux lignes du clone M 115. Les trois autres hybrides, LF17, LF 18 et LF 19 proviennent d'un croisement contrôlé entre S 42-2 et S 42-3 (issues d'une plante sœur de S 52), et M 115. Indiquons ici que le groupe hybride est morphologiquement très homogène à l'exception de LF 19 qui présente un caractère de nanisme et de fragilité très accentué.

Afin d'étendre la portée des observations réalisées, nous avons fréquemment adjoint aux parents proprement dits d'autres plantes dont l'origine sera précisée chaque fois que cela sera nécessaire. Nous signalerons seulement ici un clone qui a été très fréquemment mis en parallèle avec M 115 : il s'agit de R 13, une Fétuque des Prés originaire de Rouen, susceptible d'être intervenue dans la formation de l'hybride LF 16 et entrant pour une bonne part dans celle des descendants en fécondation libre de M 115.

B. — Hybridations, fécondations libres et autofécondations

La technique d'hybridation qui nous a donné les résultats les plus satisfaisants est la suivante : les parents, cultivés en pots de 22 cm de diamètre, sont disposés peu avant la floraison, en cases d'isolement hermétiquement closes, le parent mâle surplombant le parent femelle. Celui-ci est castré en temps utile et la pollinisation s'effectue très simplement en secouant les inflorescences mâles lorsque baillent les fleurs femelles. Cette opération est effectuée tous les jours jusqu'à la fin de la floraison des plantes femelles en renouvelant si nécessaire le parent mâle afin que le nuage de pollen fécondant soit suffisamment important. Le décalage des heures de floraison de *Lolium perenne* (11 à 13 heures) et de *Festuca pratensis* (8 à 9 heures) ne présente pas d'inconvénient pour la réussite du croisement réalisé dans le sens *Lolium* ♀ × *Festuca* ♂. Durant la période d'isolement des parents qui se prolonge jusqu'à la fin de la floraison, les plantes se trouvent dans une atmosphère très humide et sont parfois soumises à des températures supérieures à 40°C au cours de la journée.

Les autofécondations ont été réalisées soit par isolement en cases dans les conditions que nous venons de décrire (et en prenant bien soin de secouer quotidiennement les inflorescences pendant l'anthèse), soit par ensachage des inflorescences en sachets de cellophane sur les plantes en place. La première méthode est nettement préférable mais n'a pu être employée qu'exceptionnellement. Par ailleurs, en raison de l'égrenage des inflorescences à l'approche de la maturité complète des caryopses, il s'est révélé nécessaire d'ensacher, dès la fin de l'anthèse, les inflorescences laissées en fécondation libre.

C. — Mensurations

Les caractères morphologiques ont été relevés sur quatre tiges prises au moment de la première floraison parmi les plus développées. En ce qui concerne les feuilles, les mesures ont été effectuées sur la dernière feuille culmaire, c'est-à-dire la feuille située immédiatement sous l'inflorescence, et les largeurs indiquées sont toujours les largeurs maxima. Les observations, dénombrements et mensurations ayant trait aux glumes ou aux épillets concernent la zone de plus faible variabilité de ces organes, zone correspondant approximativement au quart médian supérieur du rachis. Le choix de la baguette caractéristique de la plante considérée s'est révélé délicat. Une brève étude préliminaire dont nous ne ferons pas davantage mention nous a conduit à discerner dans les inflorescences de *Lolium perenne* et des hybrides, 3 zones, d'après les variations de longueur de la baguette portée par la première fleur : les 5 ou 6 épillets de la base présentent des valeurs élevées, très rapidement décroissantes, pour atteindre une deuxième zone de valeurs moyennes présentant des variations parfois importantes d'un épillet à l'autre ; la troisième zone présente des valeurs plus faibles et assez variables. Ces trois zones présentent en outre des variations extrêmement accusées entre épis : font seuls exception les épillets extrêmes, c'est-à-dire le premier et le dernier, qui conservent une excellente stabilité d'un épi à l'autre, mais qui diffèrent entre eux fréquemment du simple au double. Nous avons ici choisi arbitrairement de mesurer la baguette portée par la première fleur de l'épillet terminal.

Les caractères anatomiques des feuilles ont été étudiés sur coupes transversales effectuées à main-levée avec l'aide d'un microtome à main et colorées par la technique classique du carmin-vert d'iode. Ces coupes ont été réalisées exclusivement sur la dernière feuille culmaire prélevée au stade floraison et fixée dans un fixateur-conservateur dont la formule est la suivante (King, d'après Mc Lean et Cook, 1941).

Formol à 5 p. 100	100 parties
Alcool à 95°	150 —
Glycérine	50 —

Les observations et mensurations ont été faites au microscope avec un grossissement de 188 ×, la mesure des angles étant réalisée après projection à un grossissement de 420 ×.

D. — Morphologie chromosomique et méioses

La morphologie des chromosomes a été étudiée à partir de pointes de racines prélevées en pots, immergées pendant deux heures dans une solution saturée d'α-

monochloronaphtalène et colorées à l'orcéine acétique à 1 ou 2 p. 100 (suivant la qualité de l'orcéine qui était à notre disposition) par chauffage pendant 3 à 4 minutes à une température inférieure au point d'ébullition. Écrasement et montage sont effectués dans une goutte d'orcéine fraîche sous lamelle 20 × 20 lutée ensuite à la paraffine. Les plaques métaphasiques complètes et bien étalées étaient dessinées à la chambre claire à un grossissement de 3 200 × et toutes les mesures ont été prises sur ces dessins.

La technique que nous avons employée pour l'analyse des méioses est aujourd'hui classique. Elle consiste à fixer les étamines pendant 24 à 48 heures dans un fixateur du type alcool-acétique (3 : 1) renfermant une faible proportion d'une solution saturée de perchlorure de fer *cristallisé* (environ une goutte pour 50 ml de fixateur). Les étamines sont conservées dans l'acool à 70°, après deux rinçages pour éliminer toute trace de fixateur. La coloration se fait en écrasant directement l'étamine entre lame et lamelle dans une goutte d'acéto-carmin ferrique. Un chauffage rapide sur lampe à alcool permet une excellente différentiation des chromosomes qui sont ensuite étalés par une pression sur la lamelle recouverte d'un buvard qui absorbe l'excès de colorant. La préparation est alors lutée par un procédé quelconque ou peut être montée en préparation permanente à l'Euparal suivant la technique de Darlington et La Cour (2e éd. 1947, p. 126). Chaque plante a été analysée sur un minimum de 50 cellules en métaphase I.

E. — Pollen et déhiscence staminale

Le pollen a été prélevé sur place en faisant éclater délicatement à l'aide d'une fine spatule métallique 6 à 8 étamines dans une goutte de safranine-glycérine préalablement déposée sur une lame. Les enveloppes vides sont éliminées et la goutte de colorant renfermant le pollen est simplement recouverte d'une lamelle 20 × 20 ou 22 × 22. Ces préparations sont parfaitement lisibles après quelques jours et peuvent être conservées indéfiniment sans autre manipulation ou précaution particulière. Le colorant se prépare de la manière suivante :

Safranine à 1 p. 100 dans l'alcool à 95°	1 partie
Glycérine	2 parties
Eau distillée	1 partie

Pour la plupart des plantes, la discrimination entre grains de pollen fonctionnels et non fonctionnels ne présente pas de difficultés, mais dans certains cas s'est posé un problème de délimitation des deux catégories (fig. 1). Nous avons alors adopté de considérer comme non fonctionnels tous les grains de pollen présentant un cytoplasme rétracté de telle sorte que les pointes du croissant clair dessiné dans le grain dépassent un diamètre. Cette caractéristique accompagnant généralement un aspect hétérogène du cytoplasme nous semble devoir correspondre à une limite de viabilité effective.

Les pourcentages de bon pollen ont été effectués sur un total de 400 à 500 grains correspondant à un minimum de 4 champs de microscope aussi éloignés que possible afin d'avoir une représentation complète de la population de pollen de chaque préparation.

Nous avons par ailleurs relevé le caractère de déhiscence des sacs polliniques afin de rechercher dans quelle mesure cette expression de la fertilité mâle est liée à la fertilité pollinique proprement dite. Nous avons ainsi été conduit à établir 5 classes :

Classe 0 : Étamines plates (vides) ;
Classe 1 : Étamines indéhiscentes ;
Classe 2 : Étamines en majorité indéhiscentes ;
Classe 3 : Mélange d'étamines déhiscentes et indéhiscentes ;
Classe 4 : Étamines en majorité déhiscentes ;
Classe 5 : Étamines toutes déhiscentes.

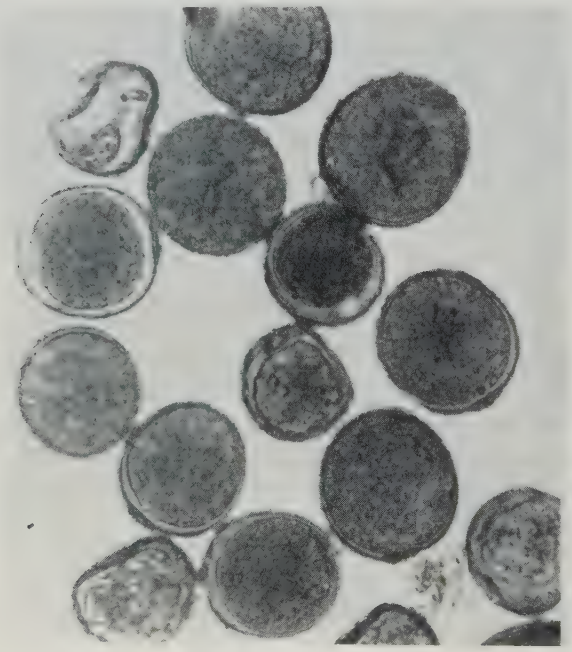


FIG. 1. — *Pollen de* Lolium perenne *L* 29

Les observations ont été faites sur un ensemble d'étamines prélevées très simplement en laissant glisser entre les doigts les inflorescences en cours d'anthèse au moment de la pleine floraison : majorité des fleurs ouvertes et étamines sorties depuis un certain temps, ayant donc pu exprimer leur potentialité de déhiscence. Ces étamines étaient introduites dans des tubes à fixation de 50 × 2,5 mm dont le fond avait été préalablement couvert d'une pincée de coton hydrophile. Les examens étaient effectués au laboratoire à l'aide d'une loupe binoculaire. Malgré la gradation continue des déhiscences, les notations n'ont jamais présenté de grosses difficultés étant donné qu'en général le degré d'ouverture des étamines est assez régulièrement proportionnel à la fréquence des étamines déhiscentes.

F. — Traitements à la colchicine

Deux clones F_1 ont été traités à la colchicine en vue d'obtenir leur doublement chromosomique. Après éclatage d'une touffe de chaque clone en talles simples, ceux-ci ont été repiqués dans du terreau pendant un mois de façon à obtenir un développement radiculaire important. Ces éclats ont alors été rincés, réunis en bottillons, habillés et immergés jusqu'au-dessus du collet dans des solutions de colchicine de :

0,9 p. 100 pendant 15 heures (traitement A) ;
0,5 p. 100 pendant 24 et 40 heures (traitements B et C).

Après le traitement, les plantes ont été rincées rapidement et repiquées individuellement en pots (1-9-1955) où les pointes des racines néoformées ont été prélevées à raison de 3 par pot, à partir du 28-9 à des fins de dénombrements chromosomiques uniquement destinés à juger de l'efficacité des traitements employés. Les plantes ont été en même temps éclatées en talles simples repiqués individuellement en pots. Lors du dénombrement suivant, seuls ont été conservés et éclatés à nouveau, les éclats ayant émis des racines tétraploïdes. Un dernier tri a dû être effectué au printemps pour tenter de ne conserver que des éclats entièrement tétraploïdes.

Sur 129 éclats traités, 90 ont survécu, 207 pointes de racines ont été dénombrées lors du premier cycle et les résulats obtenus se répartissent de la manière suivante (tableaux 1 et 2).

TABLEAU 1

Répartition des éclats morts après traitements à la colchicine

		LF 15	LF 16	Σ
Traitements	A	4/19	10/24	14/43
	B	4/20	5/21	9/41
	C	7/19	9/26	16/45
	Σ	15/58	24/71	39/129

TABLEAU 2

Répartition des racines 2n, 4n *et mixoploïdes entre les différents clones et traitements*

		2*n*	Mixo.	⩾ 4*n*	Σ
LF 15	A	17	7	8	32
	B	30	2	11	43
	C	26	1	3	30
	Σ	73	10	22	105
LF 16	A	21	4	7	32
	B	14	7	17	38
	C	20	4	8	32
	Σ	55	15	32	102
ΣΣ		128	25	54	207
% global		62 %	12 %	26 %	

En ce qui concerne les mortalités, aucune différence ne se manifeste entre clones ou traitements : le χ^2 d'homogénéité donne une valeur de 3,23 pour 5 degrés de liberté (contre 11,07 au point 0,05).

En ce qui concerne la polyploïdisation des racines, nous n'avons relevé aucune différence significative : entre traitements $\chi^2 = 8,66$ avec 4 degrés de liberté ($\chi^2_{0,05} = 9,5$) et entre clones $\chi^2 = 5,24$ avec 2 degrés de liberté ($\chi^2_{0,05} = 6,0$).

Deux autres traitements, D et E (1 p. 100 pendant 16 et 24 heures) effectués 20 jours plus tard, se sont trouvés retardés considérablement par rapport aux premiers traitements, si bien que la vague de froid qui sévit en février 1956 détruisit une partie de ce deuxième lot avant la fin des dénombrements qui auraient permis la comparaison des 5 traitements effectués. Les destructions par le froid atteignirent de même le premier lot de plantes traitées, rendant ainsi ininterprétable le résultat final de cet essai de création de plantes $4n$. Après deux éclatages, ont été obtenues une plante de LF 15 entièrement $4n$ provenant du traitement E et cinq plantes mixoploïdes de LF 16 provenant des traitements A, B, C, et D.

III. CARACTÈRES SOMATIQUES DES PARENTS ET HYBRIDES F_1

A. — Données bibliographiques

Selon JENKIN (1933) l'hybride *Lolium perenne* × *Festuca pratensis* décrit par CURTIS en 1777 sous le nom de *Festuca loliacea* est considéré comme tel pour la première fois par BRAUN (1834) tandis que GARTON serait le premier à l'obtenir expérimentalement. Il faut cependant attendre JENKIN et les précisions qu'il apporte en 1933 et 1955 pour pouvoir considérer l'origine de *Festuca loliacea* comme une possibilité scientifiquement établie.

1° MORPHOLOGIE EXTERNE

Nous prendrons comme bases de descriptions celles que donne HUSNOT (1899) de l'hybride et de ses parents (tableau 3).

TABLEAU 3

Description des espèces parentes et de leurs hybrides naturels d'après HUSNOT

Lolium perenne L.	*F. loliacea* (Huds.) (= en fait Curt.)	*F. pratensis* Huds.
Tiges de 1-6 déc., dressées ou ascendantes, fasciculées ; souche vivace, fibreuse, émettant des fascicules stériles de feuilles.	Tige de 4-8 déc., dressée ou ascendante ; souche fibreuse ou à rhizomes plus ou moins longs.	Tige de 5-12 déc., dressée ; souche fibreuse.
Feuilles vertes, planes, linéaires, acuminées, ordt pliées longitudinalement dans leur jeune âge, glabres, lisses ; gaines glabres ; ligule courte, tronquée.	Feuilles vertes, planes, linéaires, acuminées, ± scabres aux bords; ligule très courte, tronquée, présentant deux oreillettes latérales	Feuilles vertes, planes, larges de 3-5 mill., longt acuminées scabres aux bords dans la partie sup. ; ligule courte tronquée, présentant deux oreillettes latérales.
Épi dressé, ordt assez large. Épillets appliqués contre le rachis ou peu écartés, plus espacés dans la partie inférieure de l'épi, plus longs que les entre-nœuds dans la partie sup., lancéolés, contenant 3-10 fleurs mutiques ou très rarement quelques-unes aristées.	*Grappe* verdâtre ou violacée, *spiciforme* distique, dressée ou peu penchée au sommet, très étroite, allongée, simple ou très rarement rameuse à la base ; rameaux solitaires ou les inférieurs rarement géminés, très courts, les supérieurs réduits à un *pédicelle très court* ne portant qu'un seul épillet *appliqué dans les excavations du rachis* comme dans le genre *Lolium*, très rarement plusieurs épillets et à la partie inf. seulement. Épillets alternes, oblongs, linéaires, contenant 5-12 fleurs.	*Panicule* verdâtre ou violacée, dressée ou un peu penchée au sommet, allongée, étroite, lâche étalée pendant la floraison puis contractée et étroite ; rameaux ordt géminés, inégaux, presque lisses ou scabres, le plus court ne portant ordt qu'un seul épillet et le plus long 3-6 épillets oblongs contenant 5-10 fleurs

TABLEAU 3 *(suite)*

Lolium perenne L.	*F. loliacea* (Huds.)	*F. pratensis* Huds.
Glume atteignant la moitié ou presque la longueur des épillets, linéaire-lancéolée, subobtuse, étroitement scarieuse aux bords, 5-nerviée.	Glumes de l'épillet terminal presque égales, les autres très inégales, largement scarieuses au sommet et aux bords; l'inf. plus petite, trinerviée; la sup. oblongue linéaire, obtuse, fortement 5-nerviée.	Glumes inégales, larg^{t} scarieuses aux bords; la sup. atteignant la moitié de la fleur placée au-dessus, lancéolée, obtuse, munie de 3 fortes nervures et quelquefois de deux autres beaucoup plus courtes.
Glumelles égales ou presque égales; l'inf. lancéolée, échancrée au sommet, munie de 5 nervures dont les 2 latérales saillantes et les autres peu distinctes, excepté au sommet; la supérieure atténuée, entière, brièvement ciliée sur les carènes.	Glumelles égales ou la sup. un peu plus longue; l'inf. oblongue, lancéolée, subobtuse, larg^{t} scarieuse au sommet, à 7 nervures peu apparentes; la supérieure large, obtuse, brièvement bifide, scabre sur les carènes.	Glumelles presque égales; l'inf. oblongue-lancéolée, aiguë, mutique ou plus rarement mucronée ou brièvement aristée, largement scarieuse, 5-nerviée.
Vivace. Mai-octobre.	Ovaire glabre Vivace. Mai-juin.	Ovaire glabre Vivace. Juin-juillet.

(*F. Loliacea*) ressemble beaucoup par son inflorescence au *Lolium perenne*, on l'en distingue par ses épillets distinctement pédicellés au moins les inférieurs et pourvus de deux glumes; dans le *Lolium perenne*, ils sont tous sessiles et il n'y a que le terminal qui soit muni de deux glumes, les autres n'en ont qu'une seule. Cette plante paraît être un hybride du *Festuca pratensis* et du *Lolium perenne*.

Rouy (1913) appuie plus fortement sur la forme des épillets de l'hybride « étroitement elliptiques-comprimés » et signale un caractère que nous soulignerons : « Caryopses très rarement développés).

L'analyse morphologique des douze F_1 expérimentaux étudiés par Jenkin (1955) montre une variabilité assez grande des caractères relevés dans la flore de Clapham, Tutin et Warberg où la description se limite aux grands traits de l'inflorescence. En particulier en ce qui concerne les épillets : ceux-ci sont plus ou moins festuciformes, ils peuvent être soit nettement pédonculés, soit « sessiles ou presque » et la glume interne, plus ou moins développée, peut être absente. Cet auteur est particulièrement frappé par la fréquence élevée dans son matériel des inflorescences ramifiées, ce qui s'oppose à la rareté de ce caractère signalée par sa flore de référence (de même que par les flores de Rouy et Husnot) et en conséquence il tente d'expliquer cette non-conformité entre hybrides expérimentaux et descriptions botaniques soit par les conditions particulièrement favorables de culture de ses plantes, soit par l'existence de variations génétiques du caractère « ramification » chez les parents *Lolium* et *Festuca*. Il est en effet intéressant de noter que *Lolium perenne* présente parfois des cas de ramifications de la base des épis alors que le cas inverse existe chez *Festuca pratensis*. Jenkin signale en outre l'identité de structure du rachis ainsi que des insertions chez *L. perenne* et l'hybride : rachis de section quadrangulaire avec insertions opposées tandis que chez *Festuca pratensis* le rachis est de section sensiblement triangulaire avec insertions situées uniquement sur deux des trois côtés. Enfin, le nombre de fleurs par épillet est plus élevé chez l'hybride que chez *F. pratensis* et le nombre de nœuds du rachis « semblerait réduit sous l'influence de *F. pratensis* ».

Winkler (1938) a étudié aussi la morphologie d'hybrides naturels et signale une vigueur supérieure à celle des *L. perenne* témoins, tous les intermédiaires entre port dressé et port étalé, un feuillage plus abondant et des feuilles plus étroites que *F. pratensis*. Les inflorescences sont proches de celles de *L. perenne* mais plus lâches, avec des épillets festuciformes pédonculés (1 à 6 mm). La glume inférieure manque parfois au milieu de l' « épi », et la supérieure, tout en présentant une longueur voisine de celle du *Lolium* ne dépasse généralement pas la première fleur de l'épillet. Comme Jenkin, il signale des étamines indéhiscentes et n'a obtenu aucune graine en quatre ans malgré l'éclatage important de ses 6 ou 7 (*sic*) F_1.

On voit donc que les caractères distinctifs permettant de caractériser morphologiquemnet les *Festuca loliacea* sont rares et peu précis, bien que leur accumulation, notamment pour les caractères de l'inflorescence, permette cependant de situer ces plantes avec une probabilité d'erreur assez faible. Notons pour terminer que l'on rencontre à l'intérieur de l'espèce *Lolium perenne* des individus présentant des étamines indéhiscentes et que l'existence de glumes inférieures n'y semble pas particulièrement rare (Essad 1954 ; Jenkin 1955).

2° Anatomie des feuilles

Les feuilles des Graminées sont « ... distiques, une seule à chaque nœud, rarement plusieurs ; la partie pétiolaire est enroulée autour de la tige en gaine dont les bords sont libres (gaine fendue) ou rarement soudés dans la partie inférieure ou jusqu'au sommet ; le limbe est linéaire, rarement lancéolé ou ovale, à nervures parallèles (la médiane plus prononcée) quelquefois peu apparentes ; on donne le nom de ligule à une membrane soudée à la face interne du sommet de la gaine qu'elle dépasse ordinairement plus ou moins ».(Husnot).

Pee-laby (1898), dans une « Étude Anatomique de la Feuille des Graminées de la France », après un historique détaillé des études de la structure des feuilles de Graminées (considérées comme toutes identiques jusqu'à Duval-jouve 1870-75 et Hackel 1881), analyse succinctement leur structure générale. Il établit une classification de cette famille basée sur le parallélisme des faces du limbe sur coupes transversales, le rapport du nombre de stomates entre les faces inférieure et supérieure et l'importance du développement du tissu moteur (dénomination originale, parfois remplacée par cellules bulliformes de Duval-jouve ou cellules aquifères de certains traités de botanique (Bach, Plantefol). Dans cette classification, *Lolium perenne* et *Festuca pratensis* se trouvent réunis par l'existence de faces du limbe non parallèles, de stomates en nombre plus élevé à la face supérieure qu'à la face inférieure et de cellules motrices très développées. La gaine verte (voir figures 1 à 6), aussi dénommée gaine péridesmique (Bach), y présente un grand développement et, caractéristique de ce groupe, la face supérieure du limbe, en coupe transversale est extrêmement sinueuse. Signalons aussi pour mémoire que l'auteur de ce travail important compare en outre l'anatomie de la feuille à celle la tige et analyse en détail la structure et les fonctions de la gaine verte, des cellules motrices, des stomates ainsi que la structure de l'épiderme.

En 1956, Soper publie une étude anatomique du *Lolium perenne* de laquelle nous extrayons les observations suivantes : des bandes longitudinales sous-épidermi-

ques de sclérenchyme sont situées sous le faisceau médian, généralement au-dessus de chaque faisceau, quelquefois sous les faisceaux latéraux et aussi le long de chaque bord de feuille. Extension fréquente de la gaine scléreuse (bundle-sheath) au-dessus du faisceau médian, extension que l'on observe parfois au-dessus des faisceaux latéraux. Généralement on n'observe qu'un mésophylle spongieux mais en plus, quelquefois une couche palissadique faiblement développée sur une ou les deux faces de la feuille. Les espaces intercellulaires sont abondants. La gaine présente une face interne moins fortement ondulée que la face supérieure du limbe et on y constate, au cours de la croissance, des ruptures de parenchyme donnant les lacunes importantes à maturité. Souvent moins de faisceaux que dans le limbe et les connections latérales y sont plus nombreuses.

Une étude comparative précise des structures foliaires de *Lolium perenne*, *Festuca pratensis* et de leur hybride, celui-ci étant un hybride naturel correspondant aux descriptions de *Festuca loliacea*, a été publiée par KNOLL (1929). Sa description des coupes de feuilles de *Festuca pratensis* est malheureusement beaucoup moins détaillée que celles de *Lolium perenne* et de l'hybride et nous n'avons pas pu prendre connaissance des illustrations hors texte qui devaient accompagner les descriptions proprement dites. L'essentiel de ses observations se ramène à la forme des prismes nervaires, c'est-à-dire des villosités qui dessinent l'épiderme supérieur, ainsi qu'à l'importance des bandes de sclérenchyme situées comme des longerons au niveau des épidermes, de part et d'autres des nervures. Les prismes nervaires sont plus hauts que larges et à bords très droits chez *Lolium perenne*, donnant par contre coup des vallécules étroites et profondes ; les bandes de sclérenchyme sont fines et n'atteignent pas les nervures ; leur origine est purement épidermique ; 5 nervures latérales sont présentes de chaque côté de la nervure médiane. Chez *Festuca pratensis* l'auteur indique l'existence de 3 faisceaux conducteurs à l'intérieur du prisme nervaire médian très peu marqué, le faisceau central étant relié aux deux épidermes par les bandes de sclérenchyme qui sont donc d'origine épi- et endodermique, comme celles de l'épiderme inférieur des nervures secondaires (l'auteur distingue aussi des nervures tertiaires qui sont intercalées entre les nervures secondaires, chez les trois types). Chez *Festuca loliacea*, les prismes nervaires ont des formes irrégulières mais sont en majorité de type *Lolium*, c'est-à-dire qu'ils encadrent des vallécules étroites et profondes ; un seul faisceau conducteur dans le prisme nervaire médian et ce faisceau primaire est rattaché à l'épiderme inférieur par un faisceau de fibres qui, comme chez *Festuca*, ne donne pas à la feuille la carène typique du *Lolium*. Les faisceaux conducteurs secondaires possèdent aussi un support sclérifié et l'auteur y dénombre 8 + 9 nervures latérales. L'allure générale de la coupe de feuille de type *Lolium* et la sclérification proche de celle de *Festuca pratensis* dont il ne présente pas la nervure médiane trifasciée semblent des caractères suffisants pour déterminer à coup sûr *Festucea loliacea* sur la seule base de l'anatomie des feuilles.

3° CARYOLOGIE

Trois auteurs ont abordé de façon précise le problème de la détermination morphologique des chromosomes de *Lolium perenne* et de *Festuca pratensis* par l'intermédiaire de la technique des coupes à la paraffine.

Favorskii (1927) après fixations avec le fixateur de Navashin et coloration à l'hématoxyline donne pour *Lolium perenne* la formule suivante : les 3 premières paires sont caractérisées par l'existence d'une constriction nette et l'on a, par ordre de taille décroissante : 2 + 1 + 2 + 1 + 1 paires. L'auteur effectuant ses mensurations sur des agrandissements ne transforme pas ses chiffres et ne donne pas l'échelle de ses figures : il n'est donc pas possible d'obtenir les dimensions réelles des chromosomes. En ce qui concerne les rapports de dimensions des chromosomes, nous avons seulement pu établir que la plus petite paire indiquée mesure environ les 4/7 des 2 plus grandes.

Rancken (1934) fixe ses pointes de racines au fixateur de Flemming ou à celui de Benda, colore les chromosomes au violet de gentiane et distingue les sept paires de la façon suivante, chez *Festuca pratensis* :

paire	A : 3 constrictions dont une médiane	6,5 µ
—	B : 2 constrictions submédianes	
—	C : 2 constrictions donnant un segment médian court et un long corps terminal	5,5 µ
—	D : 2 constrictions submédianes	4 à 5 µ
—	E : 1 constriction submédiane	
—	F : 3 constrictions. Chromosomes souvent fortement tordus	
—	G : 1 ou 2 constrictions	

Peto (1933) effectue les fixations par la solution de Karpechenko et le fixateur 2 BE de La Cour, le premier mode étant accompagné de la coloration par l'hématoxyline et le deuxième est employé indifféremment avec hématoxyline ou violet de gentiane. Ses observations étant consignées de manière très concise, il nous semble préférable de donner directement la traduction du texte original. « Les mensurations effectuées sur la longueur des chromosomes de *Lolium perenne* présentent une variation de 3,4 à 5,1 µ, tandis que chez *Festuca pratensis* cette variation est comprise entre 3,8 et 6,6 µ. Une différence aussi faible n'est pas significative puisque nous pouvons attendre une variation de cette amplitude dans différentes cellules de la même pointe de racine..... Des constrictions sont nettement visibles dans la plupart des chromosomes. La constriction primaire est généralement localisée au point de flexion et l'on voit fréquemment, à une courte distance sur l'un des bras, une très large constriction secondaire dans quelques-uns des chromosomes. Cet intervalle dans la chromatine a fréquemment plus de 0,5 µ et ... (il peut) dépasser 1 µ. La fréquence de ces intervalles varie chez *L. perenne* et *F. pratensis* de 2 à 7 par noyau, quoique avec une bonne fixation une constriction soit généralement visible dans tous les chromosomes ». Nous pensons qu'il s'agit ici de l'ensemble des constrictions : primaires et secondaires, nous basant en particulier sur les dessins de l'auteur.

Essad (1954) a employé chez *Lolium perenne* les techniques d'écrasement déjà connues qui permettent, par l'action d'un agent mitoclasique, la contraction des chromosomes, mettant ainsi en valeur les caractéristiques morphologiques de ceux-ci et a ainsi pu établir le caryotype de l'espèce. Il distingue les 7 paires de chromosomes dont 3 présentent une double constriction et sont repérables par leur longueur, de même que les 4 autres dont 2 présentent une constriction sub-médiane et 2 une constriction sub-terminale. Les dimensions exactes des chromosomes n'ont pas été étudiées,

cependant il est possible de déterminer les longueurs d'après l'échelle des dessins : le plus grand chromosome mesure 5 μ et le plus petit 3 μ y compris le centromère.

La récapitulation des résultats obtenus par les différents auteurs permet d'exprimer certaines correspondances : en ce qui concerne les dimensions, les valeurs données s'accordent assez exactement et donnent pour *Lolium perenne* des valeurs comprises entre 3 et 5,1 μ (Peto, Essad) et entre 3,8 et 6,6 μ pour *Festuca pratensis* (Peto, Rancken). Pour *Lolium perenne*, les rapports donnés entre le plus petit et le plus grand chromosome correspondent aussi approximativement à ceux que nous avons relevés dans le travail de Favorskii. En ce qui concerne la morphologie proprement dite, il est difficile d'établir un parallèle entre les résultats obtenus sur coupes et ceux qu'il est possible d'obtenir par la méthode d'écrasement, celle-ci étant beaucoup mieux adaptée à ce genre d'observations. Étant donné les résultats qui seront présentés dans le cours de la présente publication, résultats qui précisent ceux que nous avons obtenus en 1954, nous noterons seulement que des constrictions nettes ont été décelées sur 3 paires de chromosomes par Favorskii, ces constrictions correspondant vraisemblablement aux constrictions secondaires des 3 paires signalées par Essad chez *Lolium perenne*. Il est remarquable que les dimensions obtenues sur coupes soient comparables à celles obtenues sur écrasements après action d'un agent mitoclasique (ici l'α -monochloronaphtalène) qui provoque une contraction des bras de chromosomes.

B. — Descriptions de morphologie externe et mensurations

Les caractères morphologiques des Graminées sont en majorité extrêmement variables tant sous l'influence du milieu que sous des influences génétiques individuelles et ce, à l'intérieur d'une même espèce. Certains sont relativement constants parmi lesquels les plus importants du point de vue taxonomique sont : la durée de vie (plantes annuelles ou vivaces), le type d'inflorescence et la constitution de ces inflorescences, le mode d'insertion des épillets, la forme des épillets liée à la forme et au mode d'insertion des fleurs, la forme des glumes et des glumelles, la présence-absence et le mode d'insertion des arêtes de glumelle inférieure, etc. Mais la valeur taxinomique de ces caractères n'est pas constante et varie d'une tribu à une autre, d'un genre à un autre, d'où la difficulté de classer les différentes formes de cette famille D'autres caractères, bien que représentant un appoint d'information non négligeable pour la détermination d'une plante, sont liés à des rapports dimensionnels et leur description purement botanique n'est qu'un à-peu-près, valable seulement pour des cas extrêmes : il s'agit de formes de feuilles, d'allure de plantes, de densités d'insertions diverses, etc. Ces caractères sont soumis à une variation importante qu'il serait intéressant de contrôler afin de déterminer leur limites et *ipso facto* leur valeur systématique. Il n'est pas exclu de voir apparaître là des relations systématiques valables. Une telle mise en valeur exige des méthodes particulières, précises, du domaine de la statistique, qui doivent couvrir pour être généralisables, un échantillonnage important du matériel végétal étudié. Cet échantillonnage doit être constitué dans des conditions permettant un contrôle suffisant de la variabilité génétique et des influences du milieu.

D'autre part, l'analyse des possibilités agronomiques offertes par les hybridations *Lolium perenne* × *Festuca pratensis* comprend nécessairement la mise en évidence de caractères spécifiques précis. Ceci permet en effet d'étudier leurs modalités

FIG. 2. — *A gauche, panicule de* Festuca pratensis *M* 115 ; *à droite, épi de* Lolium perenne *S* 42 ; *au centre, épis ramifiés des hybrides* F_1 *LF* 17 *et LF* 18

génétiques de transmission et d'en tirer une méthode de sélection qui puisse éventuellement s'appuyer sur l'existence de certaines corrélations.

Nous avons donc tout d'abord essayé de dégager les caractéristiques spécifiques les plus apparentes dans le cadre relativement restreint de notre matériel. Cette étude portant sur la morphologie, l'histologie, et la caryologie des plantes a été réalisée par une comparaison constante à tous les niveaux, des hybrides F_1 que nous avons pu obtenir et des espèces parentes. L'obtention de résultats définitifs en ce domaine représente un travail considérable en raison de la variabilité écotypique de ces deux espèces dont l'aire d'extension est extrêmement vaste. Aussi nos résultats ne peuvent-ils être encore considérés que comme un dégrossissage permettant de mettre en évidence certains caractères dont la valeur spécifique pourra être précisée sur un échantillonnage plus important.

1° Descriptions (voir tableau 4 et figure 2)

Si la description de *Festuca pratensis* R 13 correspond à celle de M 115 sauf en ce qui concerne la base de la face inférieure des feuilles culmaires qui est lisse, la comparaison de L 29 et de LF 15 avec leurs homologues fait apparaître un certain nombre de différences :

Chez *Lolium perenne* ces différences se ramènent essentiellement à trois : *port* dressé chez S 42 et étalé chez S 52, qui présentent tous deux des *jeunes feuilles* pliées. La feuille culmaire de S 52 présente une *face inférieure* lisse à l'extrémité alors que cette même partie est très râpeuse chez S 42.

TABLEAU 4

Description de Lolium perenne *L 29, de* Festuca pratensis *M 115 et de leur hybride F_1 LF 15*

Lolium perenne L 29	LF 15	*Festuca pratensis* M 115
Souche cespiteuse vivace ; port dressé à demi-dressé ; tiges lisses de section ovoïde.	*Souche* cespiteuse vivace ; port étalé à demi-étalé, demi-dressé à la floraison. Tiges lisses de section ovoïde.	*Souche* cespiteuse, vivace ; port dressé à demi-dressé ; tiges lisses de section ovoïde.
Feuilles vertes ± repliées, linéaires, acuminées, glabres ; jeunes feuilles enroulées ; gaine glabre ; ligule courte, tronquée ; oreillettes fines. Face inférieure très luisante, carénée, lisse à la base, râpeuse au sommet. Face supérieure à nervure médiane très marquée. Bords denticulés lâchement vers l'extrémité.	*Feuilles* vertes, planes, glabres ; jeunes feuilles enroulées ; gaine glabre ; ligule courte, tronquée ; oreillettes très développées. Face inférieure non luisante, peu carénée, lisse à la base, très râpeuse à l'extrémité. Face supérieure à nervure médiane non marquée. Bords entièrement denticulés, à denticulation peu dense.	*Feuilles* vertes, planes, glabres jeunes feuilles enroulées ; gaine glabre ; ligule courte, tronquée ; oreillettes très développées. Face inférieure non luisante, peu carénée râpeuse à la base, très râpeuse au sommet. Face supérieure à nervure médiane non marquée. Bords entièrement denticulés, à denticulation très dense.
Inflorescence : Épi composé d'épillets sessiles, solitaires dans des excavations du rachis et opposés à lui, distiques, comprimés latéralement, denses, contenant 9 à 11 fleurs mutiques dont la supérieure stérile	*Inflorescence* : Épi composé, ramifié dans sa moitié inférieure, à épillets subcylindriques peu denses. toujours sessiles 6-12 flores.	*Inflorescence* : Panicule contractée étroite, lâche pendant l'anthèse, à épillets sub-cylindriques lâches tous ± pédicellés (ε à 10 mm), 7-10 flores.

Lolium perenne L 29	LF 15	*Festuca pratensis* M 115
Rachis terminé par un seul épillet à deux glumes subégales et 5-6 flores. Premiers articles à section sensiblement plan-convexe non épineux. Derniers articles à section trapèze biconcave très épineux aux quatre angles.	*Rachis* à excavations distiques où sont insérés soit un épillet solitaire opposé au rachis, soit un épillet juxtaposé à une ramification, sans orientation privilégiée par rapport à celle-ci et au rachis, terminé parfois par deux épillets inégaux : l'un 7-8 flores, l'autre 4-5 flores. Premiers articles à section concave-convexe, non épineux. Derniers articles à section trapèze biconcave, très épineux aux quatre angles. Les ramifications, de section aplatie, portent jusqu'à 5 épillets distiques opposés à la ramification. Pas de ramifications secondaires.	*Rachis* de section triangulaire au sommet, très épineux aux trois angles ; base à section plan-convexe, peu ou pas épineuse. Les insertions sont localisées aux nœuds du rachis, dans des excavations situées sur les deux côtés d'un prisme à base triangulaire représentant le rachis. Ces insertions, de section triangulaire sont doubles dans la moitié centrale du rachis (1 ramification primaire + 1 épillet, ou 2 épillets dont un à pédicelle très court), simples ailleurs : épillets solitaires au sommet (5 ou 6), ramifications à la base. Au sommet du rachis 1 seul épillet 6-7 flores. Les ramifications sont plus grandes à la base de l'inflorescence où elles comportent fréquemment 1-2 ramifications secondaires de 3 épillets au maximum et présentent jusqu'à 8 insertions. Pédicelles à section triangulaire, épineux sur les angles.
Glumes unique 3-nervée correspondant à la supérieure, à marge membraneuse étroite et dos arrondi, non épineux, recouvrant 2e et 3e fleurs.	*Glumes* généralement 2, inégales, l'inférieure 0-1 nervée, 1-3 mm, pouvant manquer dans certains épillets ; la supérieure 5-nervée recouvrant la 1re fleur, à marge membraneuse surtout marquée au sommet.	*Glumes* 2, inégales, la supérieure 3-nervée, plus développée que l'inférieure (uninervée, 3 à 3,5 mm) et présentant une large marge membraneuse. Dos arrondi non épineux. Atteint 1/2 à 2/3 de la 1re fleur.
Glumelle 2, subégales, l'inférieure + grande, 5-nervée, mutique, à zone membraneuse très développée au sommet et pénétrant entre les nervures ; la supérieure bicarénée, membraneuse, à marges finement ciliées.	*Glumelles* 2, subégales, l'inférieure plus grande, mutique, à bordure largement membraneuse, bicarénée à marges finement ciliées.	*Glumelles* 2, subégales, l'inférieure largement membraneuse, à nervure médiane épineuse à l'extrémité, ne dépassant souvent pas le sommet membraneux ; la supérieure membraneuse, bicarénée, à marges finement ciliées.
Baguettes trapues, + larges au sommet qu'à la base, à bords rectilignes, faiblement épineuses latéralement et sur une ligne dorso-médiane ; section très plate.	*Baguettes* de forme et de dimensions intermédiaires par rapport aux parents et portant quelques épines latéralement et sur le dos.	*Baguettes* étroites, arrondies, à bords parallèles s'écartant légèrement au sommet, faiblement épineuses latéralement, non sur le dos.
Étamines anthocyanées à la déhiscence.	*Étamines* jaune citron indéhiscentes.	*Étamines* légèrement anthocyanées à la déhiscence.

Les variations sont plus importantes dans le groupe des hybrides F_1. LF 17 et LF 19 présentent comme LF 15, des oreillettes ainsi que des *jeunes feuilles* enroulées tandis que celles-ci sont pliées chez LF 16. Les *épillets*, sessiles chez LF 15 sont faiblement

pédonculés ou même parfois sessiles chez LF 16 et LF 19 tandis que LF 17 présente une pédonculation des épillets très nette, ces pédoncules atteignant 0,5 à 3 mm. LF 16 présente des *glumelles* inférieures soit aristées, à arêtes très courtes et denticulées du même type que *Festuca pratensis*, soit mutiques, ces variations étant observables sur le même épi. LF 19 est régulièrement aristé mais plus faiblement que LF 17. Le nombre de *ramifications de l'épi* permet aussi de distinguer les hybrides : LF 17 est peu ramifié (3 ramifications), LF 15 et LF 16 moyennement ramifiés (5 ramifications) tandis que LF 19 présente jusqu'à 10 ramifications

La coordination de ces divers résultats permet d'établir une sorte de hiérarchie entre les caractères considérés. Tout d'abord un certain nombre de ces caractères présentent des variations à l'intérieur des espèces parentes. Ce sont :

1 — jeunes feuilles pliées-enroulées ;
2 — oreillettes présentes-absentes ;
3 — base de la face inférieure des feuilles culmaires lisses-râpeuses ;
4 — glumelle inférieure mutique-aristée.

Un deuxième groupe concerne des caractères distinctifs valables pour distinguer les espèces parentes mais variables chez les hybrides :

5 — inflorescence { (en grappe (épillets pédonculés) ; / en épi simple-ramifié.
6 — épillets sessiles-pédonculés.

Les épillets sessiles de LF 15 font tomber l'importance attribuée jusqu'ici à la pédonculation des épillets des hybrides *Lolium perenne* × *Festuca pratensis*, qui par ailleurs présentent fréquemment des épis non ramifiés. Le troisième groupe de caractères enferme tous ceux qui sont constants, à la fluctuation près, tant chez les parents que chez les hybrides :

7 — feuilles carénées — peu carénées — non carénées ;
8 — épillets comprimés — peu comprimés — arrondis ;
9 — épillets denses — peu denses — lâches ;
10 — rachis de section quadrangulaire — triangulaire ;
11 — glumes inférieures absentes — généralement présentes — présentes ;
12 — glume supérieure > 2^{e} fleur, = 1re fleur, < 1re fleur ;
13 — baguettes, larges et plates — intermédiaire — étroites, sub-cylindriques ;
14 — étamines déhiscentes — indéhiscentes.

Il ressort de l'examen de ce dernier groupe de caractères que la moitié, nommément les caractères 7, 8, 9 et 13 ne sont pas précis en ce qui concerne la distinction de l'hybride, mais, outre le fait que leur accumulation confirme une détermination préalable, certains peuvent être précisés par l'analyse de leurs composantes. Le caractère 7 est en rapport avec l'anatomie des feuilles et sera étudié plus loin par les techniques propres à cette discipline. En ce qui concerne le caractère 9, la densité des épillets est exclusivement déterminée par la longueur des baguettes de fleurs : plus celles-ci sont longues, plus l'épillet devient lâche et l'analyse des longueurs de baguettes vient

alors s'ajouter à leur forme (13), réalisant ainsi un « caractère baguette » extrêmement valable tant pour la distinction des parents que pour celle des hybrides (voir figure 3). Le caractère 11, bien qu'apparemment peu précis, permet en fait, comme le caractère 12, une excellente discrimination de l'hybride et des parents parce que les glumes inférieures ont un aspect nettement avorté lorsqu'elles existent chez *Lolium perenne* alors que chez l'hybride elles sont régulièrement présentes dans toutes les inflorescences de la plante, généralement bien formées et situées à la base d'un épillet sessile ou dont le pédoncule est de section aplatie ce qui le différencie nettement du parent *Festuca pratensis*. Les étamines indéhiscentes de l'hybride ne peuvent être considérées que comme un caractère d'appoint étant donné l'existence accidentelle d'un tel caractère chez les espèces parentes.

On doit toutefois tenir compte des caractères 5 et 6 qui bien qu'ils soient insuffisants en eux-mêmes, conservent une réelle valeur d'appoint.

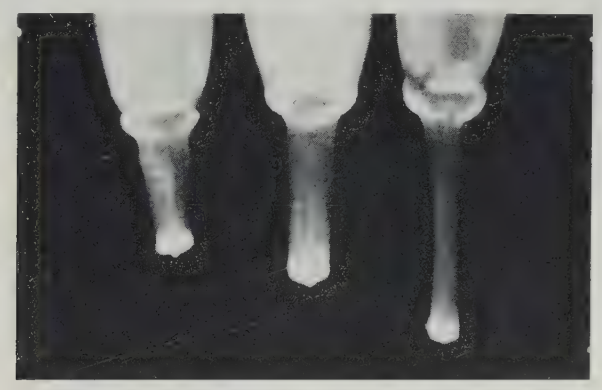


FIG. 3. — *Baguettes de* Lolium perenne, *hybride* F_1 et Festuca pratensis *(de gauche à droite). Amplification* 16 ×

2° ANALYSE DE DIVERS CARACTÈRES QUANTITATIFS

Le but de ces analyses est d'obtenir des caractères quantitatifs aisément mesurables, susceptibles de distinguer les hybrides des parents, soit par leur valeur propre, soit par l'intermédiaire de rapports simples entre eux.

Les mensurations ont porté sur 9 caractères que l'on retrouvera dans le tableau 5. Leur analyse a été réalisée en deux temps : d'une part sur les mensurations d'une seule année portant sur un nombre relativement élevé d'individus des espèces parentes et comprenant les parents eux-mêmes et leur descendance en fécondation libre et autofécondation, soit 20 *Lolium*, 21 *Festuca* et 4 hybrides F_1, sauf en ce qui concerne le caractère longueur de baguettes qui n'a été relevé que sur les parents directs, soit 4 *Lolium*, 3 Fétuques et 4 hybrides. Le deuxième temps de l'analyse fait intervenir le facteur « Milieu » pris sous l'acception particulière de l'effet « Années ». Les observations ont été réalisées ici pendant 3 ans sur un échantillonnage restreint aux souches L 29 et S 52 pour l'espèce *Lolium perenne*, M 115 et R 13 pour l'espèce complémentaire *Festuca pratensis* en plus des hybrides F_1, LF 15 et LF 16.

L'analyse des valeurs relevées pour la seule année 1954 permet de faire ressortir l'aptitude discriminatoire des différents caractères d'après les valeurs de

TABLEAU 5

Analyse statistique de 9 caractères quantitatifs relevés la même année dans les espèces parentes et leurs hybrides F_1

Caractères	Moyennes 1954			Valeurs de F	
	Lolium perenne	Hybrides F_1	*Festuca pratensis*	Espèces-Plantes	Plantes-Mesures
1. Nombre de fleurs par glume	4,20 ± 1,35	1	< 0,75	—	18,5 (*Lolium*)
2. Longueur de glumes	11,52 ± 1,53	7,69 ± 1,28	4,98 ± 0,48	189,2	18,3
3. Longueur de gaines	138,69 ± 15,83	160,44 ± 49,39	215,64 ± 20,32	78,8	8,5
4. Nombre de nœuds du rachis	21,62 ± 3,31	18,62 ± 3,50	15,75 ± 1,51	35,0	7,1
5. Nombre de fleurs par épillet	12,74 ± 1,84	11,06 ± 3,55	8,44 ± 1,63	29,2	13,4
6. Largeur de feuilles	6,27 ± 0,83	6,53 ± 1,59	8,37 ± 1,33	25,0	6,6
7. Longueur du rachis	233,65 ± 33,77	218,56 ± 67,48	195,43 ± 24,00	7,8	11,7
8. Longueur de feuilles	147,91 ± 26,82	136,75 ± 44,02	146,11 ± 33,94	3,6	7,3
9. Longueur de baguettes	1,00 ± 0,21	1,34 ± 0,13	1,64 ± 0,28	7,5	7,3

Nota : Valeurs de F

1° s^2 Espèces > s^2 Plantes sauf pour caractère 8
$F_{0,05} = 3,22$ sauf pour caractère 9 (4,46)

2° s^2 Plantes > s^2 mesures
$F_{0,05} = 1,20$ sauf pour caractères 9 (2,27) et 1 (1,80)

TABLEAU 6

Analyse statistique de l'effet "Années" portant sur 6 caractères simples et deux rapports relevés au cours de 3 années successives

Origine	Valeurs de F (rapport des variances).								
	$F_{0,05}$	L. gaines / L. glumes	l. feuilles / L. glumes	L. glumes	L. Gaines	Nb. nœuds du rachis	l. Feuilles	N. fleurs par épill.	L. Rachis
A × E/erreur....	*2,53*	*1,96,*	*2,03*	3,49	4,50	*1,41*	*1,10*	2,76	7,3
Années/erreur ...	*3,15*	5,06	5,2	13,9	8,0	10,15	14,4	29,8	19,5
Espèces/erreur ..	*3,15*	*305*	*258*	314	136	*51*	*40*	38	31
Années/A × E...	*6,94*	2,5	2,5	4,0	1,8	7,2	13,1	10,8	2,6
Espèces/A × E..	*6,94*	155	127	*90*	*30*	36	36	*14*	4,2
Moyennes *Lolium perenne*		15,161	0,597	9,20	138,71	22,08	5,50	9,46	229,92
Hybrides F_1		21,119	0,862	7,45	153,83	17,29	6,42	11,54	193,46
F. pratensis		43,757	1,670	4,68	203,92	14,92	7,84	8,29	184,37
Ecart-type global individuel		4,48	0,18	0,74	15,75	2,83	1,08	1,79	26,61

F « Espèces – Plantes » obtenues en établissant les rapports de variance de ces deux causes de variation (voir tableau 5). Les rapports de variances « Plantes-Mesures » sont donnés à titre indicatif. Pour les deux premiers caractères, toutes les différences entre moyennes sont significatives au seuil 0,05. Les caractères 3 à 6 ne présentent d'écart significatifs qu'entre les extrêmes, c'est-à-dire les parents. Par contre, les caractères 7, 8 et 9 ne distinguent aucunement les trois groupes d'individus. Hormis le nombre de fleurs de l'épillet dépassées par la glume supérieure dont la variation, telle que nous l'avons observée, ne porte que sur l'espèce *Lolium*, tous les autres caractères sont sujets à des fluctuations importantes sous l'effet du milieu, fluctuations susceptibles de réduire considérablement l'intérêt distinctif des caractères quantitatifs. Cependant, dans la mesure où l'influence du milieu se fait sentir parallèlement sur certaines dimensions, leurs rapports sont nécessairement plus stables. De tels rapports pourront être constitués *a priori* en se basant sur les résultats exprimés dans le tableau 5, par le choix de caractères présentant déjà isolément la meilleure aptitude distinctive (caractères 2 à 6) et qui, par rapport au meilleur d'entre eux, varient inversement dans les trois catégories de plantes, ceci afin d'augmenter la caractérisation de chacune d'entre elles.. Le meilleur caractère simple étant incontestablement la longueur des glumes supérieures, nous sommes ainsi conduit à le coupler aux caractères longueur de gaine de la dernière feuille culmaire et largeur maximum du limbe de cette même feuille.

L'effet Années a donc été analysé sur les caractères 2 à 6 auxquels nous avons ajouté le caractère 7 à titre documentaire et sur les rapports longueur de gaines sur longueur de glumes et largeur de feuilles sur longueur de glumes (tableau 6).

Par rapport à la variation aléatoire (erreur au sens statistique du terme) tous les caractères présentent un effet Années hautement significatif, cet effet étant toutefois nettement plus faible pour les deux rapports étudiés (noter qu'au point 0,01 la valeur de F correspondante est de 4,98). Les interactions Années × Espèces ne sont pas significatives pour les rapports ni pour les caractères largeur de feuilles et nombre de nœuds du rachis : les comparaisons restent donc entièrement valables par rapport à l'erreur. Les autres caractères seront préférablement comparés à l'interaction A × E, ce qui donne un effet Années significativement supérieur pour le seul caractère Nombre de fleurs par épillet, et l'effet Espèce disparaît pour le caractère Longueur du rachis où les effets Années, Espèces et leur interaction se confondent.

En ce qui concerne la valeur descriptive de ces caractères, il ressort de façon remarquable que les deux rapports établis sont les plus favorables, mais les caractères simples utilisés dans ces rapports et le nombre de nœuds du rachis conservent une valeur d'appoint non négligeable.

C. — Anatomie des feuilles

1° Structure fondamentale du limbe en coupes transversales

Le limbe est délimité par deux *épidermes* : l'épiderme *inférieur* sensiblement plan et l'épiderme *supérieur* qui forme une succession d'arcades accolées, au point de jonction desquelles se situent les *cellules bulliformes*. Chacune de ces arcades

renferme, noyé dans un *parenchyme chlorophyllien* où la différenciation du *tissu palissadique* n'est pas toujours très nette, un faisceau *cribro-vasculaire* délimité par la *gaine scléreuse* soutenant la *gaine verte* en forme de fer-à-cheval qui serait, selon

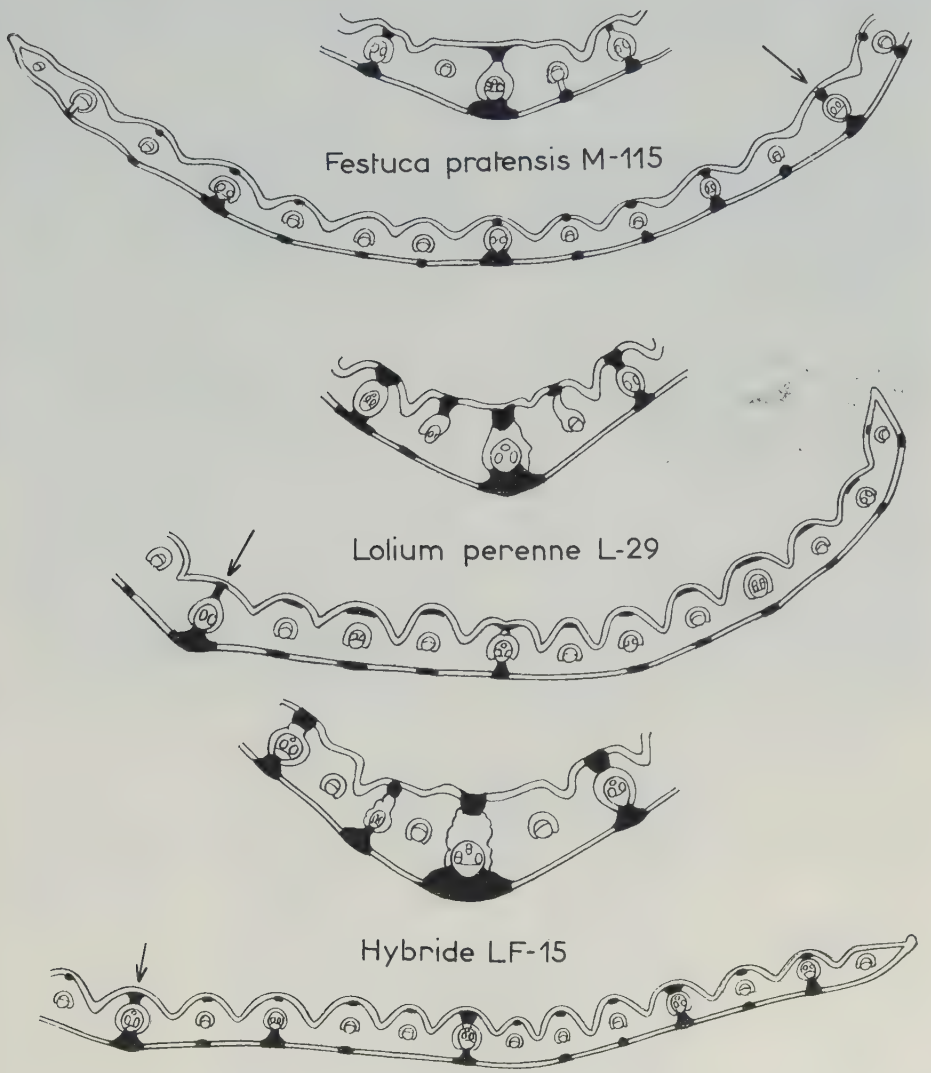
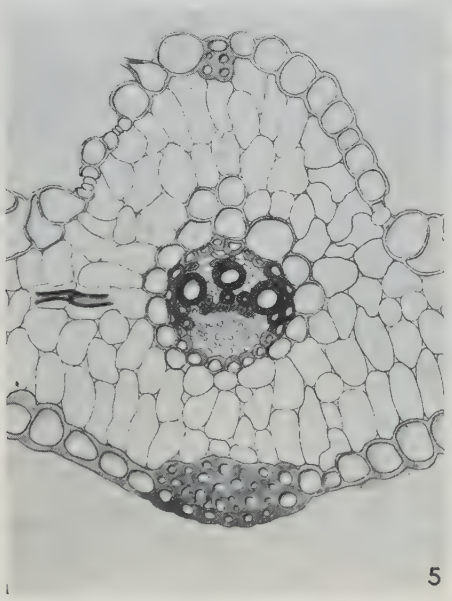
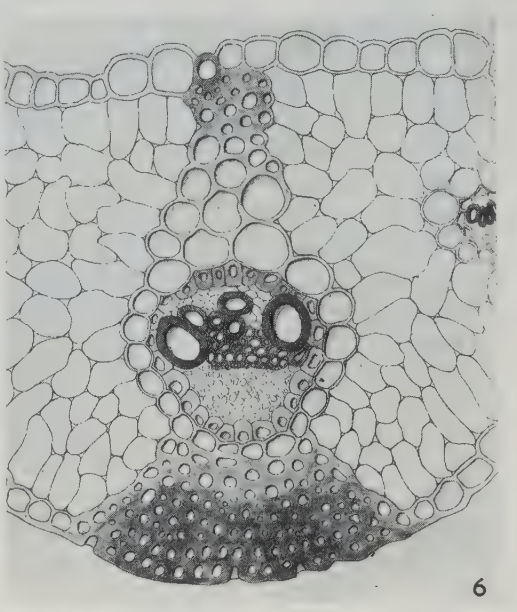


Fig. 4. — *Schémas de feuilles culmaires en coupe transversale. Au-dessus des titres, la nervure médiane prise au niveau base ; au-dessous des titres, schémas de demi-feuilles prises au niveau* 1/4 *(Les flèches indiquent la nervure médiane).*

Pee-Laby (1898), essentiellement en rapport avec les mouvements de l'eau dans la feuille. Dans l'axe de chaque arcade peuvent apparaître, au niveau des épidermes, des îlots de *sclérenchyme* correspondant à des bandes de fibres sclérifiées qui forment, avec les faisceaux *cribro-vasculaires*, l'ossature de la feuille. La rigidité longitudinale des feuilles est par ailleurs favorisée par les vallécules de l'épiderme supérieur.

L'importance du développement relatif de ces îlots de sclérenchyme est lié à celui des faisceaux cribro-vasculaires correspondants et dépend de l'ordre de formation des *nervures*, ainsi définies, dans le cours de la différenciation de la feuille, ainsi que l'ont montré SHARMAN (1942) et SOPER (1956). La nervure médiane, nervure initiale, possède toujours les structures les plus différenciées et l'on peut considérer dans chaque moitié de limbe, une ou deux nervures secondaires, des nervures tertiaires et d'ordre quatre (figure 4).





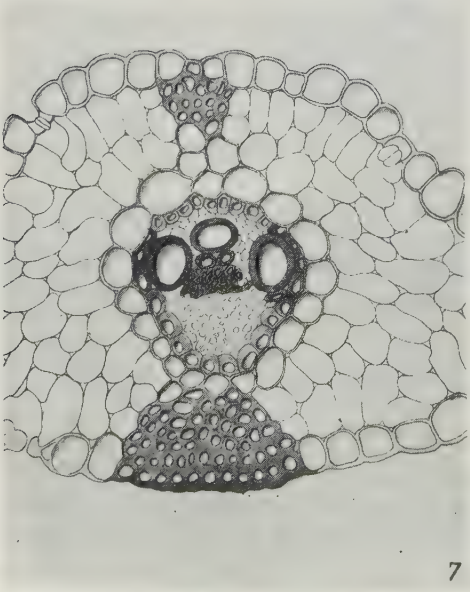


FIG. 5-6-7. *Dessin de nervures primaires de* Lolium perenne (5), Festuca pratensis (6) *et l'hybride* F_1 (7)

2° Les structures spécifiques

Dans ce domaine de l'anatomie foliaire, nous avons vu que Knoll distingue *Lolium perenne* de *Festuca pratensis* par l'allure générale des coupes, l'existence d'une trifasciation de la nervure médiane de la Fétuque et, nous le précisons ici, la forme des îlots de sclérenchyme de l'épiderme supérieur qui sont aplatis chez *Lolium perenne*, arrondis chez *Festuca pratensis*. Précisons tout de suite que nous avons vérifié ce dernier caractère qui se révèle constant (et intermédiaire chez l'hybride). Par contre, non seulement la trifasciation de la nervure médiane est parfois inexistante chez *Festuca pratensis*, mais encore elle apparaît parfois chez *Lolium perenne* et existe *a fortiori* chez l'hybride (figure 4). Sur la dernière feuille culmaire que nous avons seule étudiée dans tout le cours de ce travail, cette trifasciation lorsqu'elle existe est toujours localisée, à la base extrême, tout contre la ligule et,

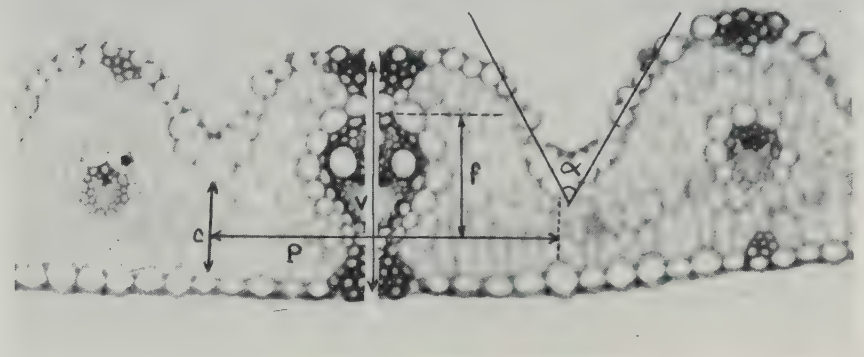


Fig. 8. — *Indication des mesures effectuées sur coupes de feuilles. Amplification* 155 ×

chez *Festuca pratensis*, se rencontre aussi jusqu'au quart de la longueur du limbe. Par conséquent il n'est pas possible de tenir un tel caractère pour parfaitement caractéristique.

L'allure générale des coupes, telle que la présente Knoll, concerne la forme des prismes nervaires, hauts chez *Lolium perenne* et séparés par des vallécules étroites, au contraire de *Festuca pratensis* ; elle concerne aussi l'existence d'une carène médiane chez *Lolium perenne*, ainsi que pour cette même espèce, la non-conjonction des fibres sclérifiées et des faisceaux cribro-vasculaires. En fait, si la feuille étudiée par cet auteur pour chaque espèce correspond à peu près au type commun, les variations structurales existantes lui ont entièrement échappé et il se révèle que *Lolium perenne* présente lui aussi des bandes de sclérenchyme reliant directement les faisceaux cribro-vasculaires aux deux épidermes, aussi bien au niveau de nervures secondaires que de nervures médianes (figures 4 à 7). Ce caractère n'est cependant pas général chez *Lolium perenne* alors qu'il est de règle chez *Festuca pratensis* et l'hybride F_1.

Nous avons tenté de préciser cette allure générale des coupes transversales du limbe par la décomposition des formes nervaires en leurs éléments dimensionnels principaux (figure 8) afin de mettre en évidence les différences spécifiques. Nous

avons à cet effet assimilé le limbe à une succession de voûtes soutenues par des colonnes fictives et nous avons appelé *Hauteur de voûte* et *Hauteur de colonne* les distances maximum et minimum respectivement séparant les deux épidermes, tandis que nous réservions le nom de *Portée* à la largeur de la nervure mesurée entre les deux vallécules qui la délimitent. Nous avons par ailleurs appelé $\hat{\alpha}$ l'angle formé par les côtés de chaque vallécule. Nous reviendrons tout particulièrement sur ce dernier caractère ; pour les trois autres, nous avons effectué des mensurations aux niveaux Base, 1 4, 1/2, sur 3 feuilles par plante chez 6 *Lolium perenne* (L 29, S 42, S 52, et 3 de leurs descendants en fécondation libre), 5 hybrides F_1 et les Fétuques M 115 et R 13. Il en résulte que les hauteurs de voûte et de colonne diminuent lentement vers l'extrémité de la feuille, les maxima se situant dans le quart inférieur. Par contre, les portées demeurent sensiblement constantes sur toute la longueur de limbe, les variations de largeur des feuilles correspondant uniquement à des variations du nombre de faisceaux cribro-vasculaires. Les comparaisons que nous avons faites entre la largeur de feuille à un niveau donné et le nombre de nervures correspondant ont régulièrement donné environ 4 nervures par millimètre soit une portée moyenne de 0,25 mm. Les valeurs données dans le tableau 7 ont été relevées exclusivement au niveau 1/4. Les dimensions concernant les hauteurs de colonne et les portées des nervures médianes (C_I et P_I) n'ont pas été reportées en raison de

TABLEAU 7

Résultats de l'analyse de différents caractères mesurés sur coupes transversales de feuilles culmaires. (I et II représentent les nervures primaires et secondaires)

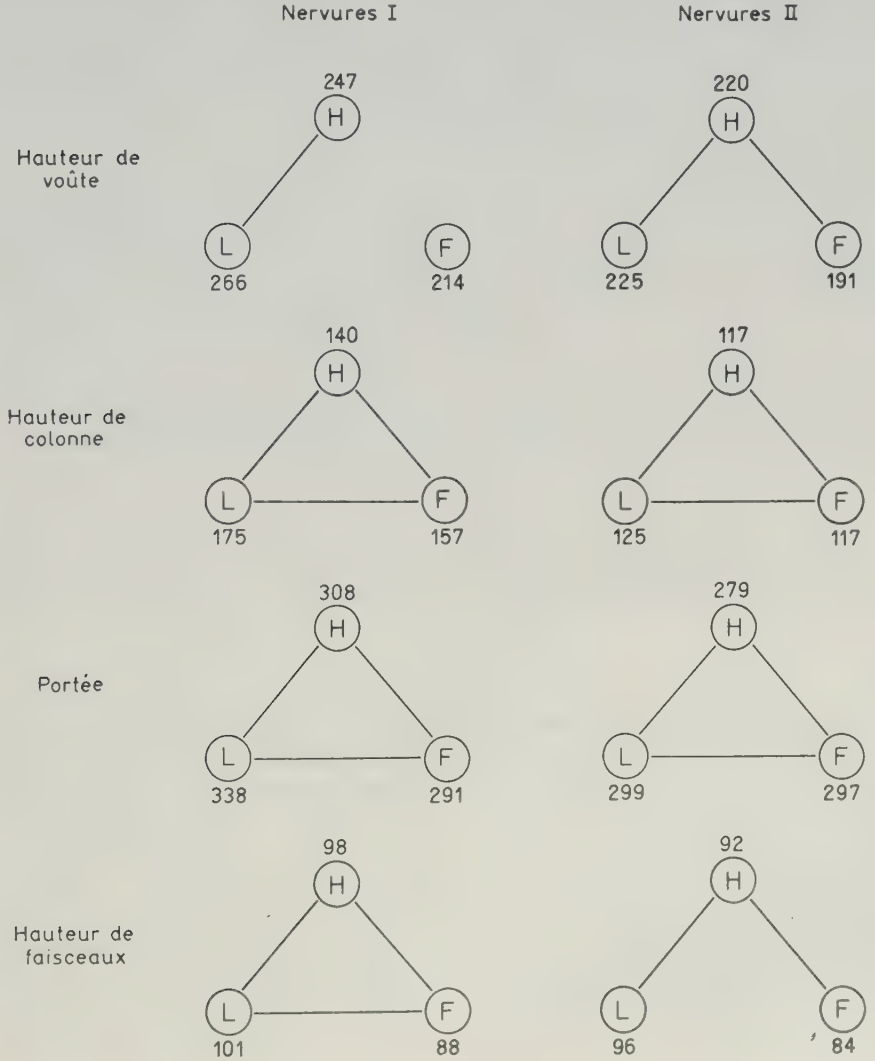
	Voûte (V)		Colonne (C)	Portée	Faisceaux		$\frac{V_{II}}{C_{II}}$
	I	II	II	II	I	II	
Lolium L 29	8,18	6,78	3,75	8,88	3,03	2,97	1,81
S 42	11,27	10,57	4,85	10,57	3,30	3,32	2,18
S 52	8,10	8,73	4,30	9,32	3,00	2,99	2,03
L 29-3....	7,55	7,60	3,97	8,20	2,95	2,90	1,91
L 29-8....	9,80	9,12	5,00	10,02	3,45	3,17	1.82
S 42-2	9,50	9,45	4,62	10,87	3,45	3,39	2,05
Moyenne ..	9,06	8,71	4,41	9,64	3,19	3,12	1,96
en μ	*299*	*287*	*146*	*318*	*105*	*103*	—
Hybrides LF 15 ..	7,43	6,78	3,51	8,28	3,10	2,98	1,93
LF 16 ..	9,90	9,43	4,16	10,58	3,23	3,05	2,27
LF 17 ..	6,80	6,47	2,91	7,57	2,55	2,53	2,22
LF 18 ..	6,43	6,17	3,19	8,88	2,70	2,63	1,94
LF 19 ..	6,95	5,90	2,74	7,32	2,40	2,30	2,15
Moyenne	7,50	6,95	3,30	8,52	2,80	2,70	2,10
en μ ...	*247*	*229*	*109*	*281*	*92*	*89*	—
Festuca M 115....	6,27	5,45	3,37	8,38	2,77	2,53	1,62
R 13.....	8,10	7,17	3,96	9,90	3,53	3,27	1,81
Moyenne	7,18	6,31	3,65	9,14	3,15	2,90	1,73
en μ	*237*	*208*	*120*	*302*	*104*	*96*	—
$F \frac{s^2 \text{ Espèces}}{s^2 \text{ Résiduelle}}$	2,370	3,647	4,038	1,578	3,297	2,817	4,817
			$F_{0,05} = 4,10$				

l'apparition occasionnelle ou régulière suivant les groupes, de nervures trifasciées qui posent des problèmes de comparaison. Les valeurs originales sont données ici, la transformation en microns n'a été faite que pour les moyennes générales : l'unité de travail correspond à 0,033 millimètre.

L'analyse de variance effectuée pour chaque caractère ne met en évidence aucune différence significative sauf pour le rapport hauteur de voûte sur hauteur de colonne qui ne distingue absolument pas *Lolium perenne* des hybrides mais auto-

TABLEAU 8

Signification statistique des différences relevées entre Lolium perenne *L 29 (L),* Festuca pratensis *M115 (F) et leur hybride F_1 LF15 (H), pour différents caractères anatomiques des feuilles culmaires en coupes transversales. Les liaisons indiquent l'absence de différences significatives au seuil de probabilité 0,05.*



rise une distinction significative avec 5 p. 100 d'erreur des hybrides et de *Festuca pratensis*. La différence entre les deux espèces parentes est à la limite de signification (la plus petite différence significative est de 0,299 entre *Lolium* et *Festuca*, de 0,322 entre *Festuca* et l'hybride, différence basée sur la variance résiduelle des mesures). Ceci signifie en clair que, si la hauteur des voûtes n'est pas significativement différente entre espèces dans l'échantillonnage étudié, de même que la hauteur des colonnes, la comparaison des deux caractères accentue des différences cependant réelles puisque les valeurs de F de ces deux caractères élémentaires sont proches de la limite de signification. On peut donc, se basant sur les valeurs moyennes données dans le tableau admettre :

1° Une plus grande épaisseur générale de la feuille de *Lolium perenne*.

2° Une inversion des rapports hauteur de voûte sur hauteur de colonne entre *Festuca pratensis* et l'hybride donnant à celui-ci un rapport identique à celui de *Lolium perenne*.

3° Si l'on admet aussi l'identité des portées dans les 3 groupes, on aboutit à conclure à un affaissement de la courbure de la voûte chez *Festuca pratensis* par rapport à *Lolium perenne*, l'hybride occupant une position intermédiaire. Ce qui correspond très exactement aux observations visuelles, mais qui objective ces impressions.

Nous avons par ailleurs étudié ces caractères simples chez un hybride en comparaison avec ses deux parents directs. Les résultats ont été symbolisés en réunissant par un trait les valeurs ne différant pas significativement l'une de l'autre (tableau 8).

Hauteurs de colonne, portées et hauteur des faisceaux I ne présentent pas de variations entre les plantes. Par contre les hauteurs de voûte et les hauteurs de faisceaux I distinguent significativement les parents. Seules les hauteurs de voûte I différencient l'hybride d'un des parents. Ces résultats, compte tenu de la variation génétique dans les groupes, n'infirment pas les résultats précédents.

3° L'angle α

La situation privilégiée donnée à ce caractère se justifie par l'intérêt qu'il présente pour la distinction des espèces parentes et des hybrides.

a) *Définition de l'angle α*

Nous avons vu que, sur une coupe transversale du limbe de la dernière feuille culmaire de *Lolium* ou de *Festuca*, l'épiderme supérieur dessine une succession de vallécules séparées par des crêtes dont chacune correspond à un faisceau cribro-vasculaire sous-jacent et, généralement, à un contrefort de sclérenchyme s'appuyant ou non sur le faisceau libéro-ligneux.

Pour une vallécule, l'angle α est déterminé par les deux droites traversant en son milieu la file de cellules épidermiques du tiers moyen des côtés de la vallécule. En fait, dans la grande majorité des cas, la pente des vallécules est sensiblement constante sur toute la hauteur, si bien que le tracé de l'angle s'exécute sans aucune difficulté à la chambre claire avec un grossissement optique (projection non comprise) de l'ordre de 188×.

Afin d'accroître au maximum la sensibilité des mesures, il convient de ne les réaliser qu'au niveau des vallécules situées vis-à-vis d'un épiderme inférieur rectiligne ou légèrement incurvé vers le supérieur. A cet égard, une comparaison, établie sur 2 feuilles de *Festuca pratensis* (où les variations constatées sont les plus importantes) coupées à 3 niveaux (Base, 1/4, 1/2) et avec 8 mesures par coupe, a révélé que si les moyennes des mesures relevées ne sont pas sensiblement différentes, les variances par contre diffèrent nettement dans leur ensemble, celles obtenues avec les mesures effectuées au hasard sur les coupes étant fréquemment deux à trois fois plus fortes que celles obtenues sous contrôle.

b) *Facteurs de variation de l'angle* α

L'angle α étant ainsi nettement défini, de même que la feuille sur laquelle seront effectuées les mesures, il convient d'analyser l'action des différents facteurs susceptibles d'influencer l'expression du caractère. Ces facteurs modificateurs possibles sont, outre le milieu dont l'influence sera estimée séparément :

1° La feuille conçue comme une unité de fluctuation dans une même plante.

2° Le niveau de la feuille où seront effectuées les mesures.

3° L'espèce, étant entendu que s'il existe des différences significatives entre espèces, ces différences s'exprimeront entre deux individus quelconques appartenant à chacune de ces espèces, mais que toute différence réelle entre ces individus ne prendra de valeur spécifique que si elle est généralisable à l'ensemble des individus composant les deux espèces. Pratiquement il suffira de réunir un échantillonnage d'individus appartenant dans chaque espèce à des populations éloignées. Dans le cas le plus favorable on observera une homogénéité totale de tous les échantillons d'une même espèce.

Nous avons réalisé une étude préliminaire de ce caractère sur un hybride entièrement contrôlé, LF 15, et ses deux parents *Lolium perenne* L 29 et *Festuca pratensis* M 115. Sur chaque plante ont été prélevées 3 *feuilles* étudiées à 3 *niveaux* différents (base, 1/4, 1/2) à raison de 5 *mesures* par niveau. L'analyse statistique des résultats a été conçue et exécutée au service de Biométrie de l'I. N. R. A. par J. Arnoux. L'essentiel revient à une analyse de variance après transformation des valeurs naturelles en leurs logarithmes de cotangente $\alpha/2$. Cette transformation a pour but d'homogénéiser la fluctuation dans les différentes classes de mesures. Nous en tirons ici les conclusions.

Tout d'abord, la valeur distinctive de ce caractère est largement démontrée en ce qui concerne les 3 plantes étudiées : la probabilité d'obtenir de tels écarts dans une population homogène est inférieure à 0,001. La variation significative des niveaux de feuilles ($p < 0{,}01$) permet d'affirmer que la valeur de l'angle α augmente très sensiblement entre la base et le niveau 1/2, la variation 1/4-1/2 demeurant peu sensible pour les espèces parentes ; pour l'ensemble des types l'interaction Types $\times$ Niveaux n'est pas significative. Cette interaction non significative montre de plus que la distinction entre les types n'est pas favorisée par un niveau plus qu'un autre lorsqu'on prend comme base de comparaison la variation aléatoire globale obtenue pour l'ensemble de cette analyse : il convient essentiellement d'en conclure que la distinction des 3 plantes étudiées est valable à tous les niveaux. On constate par ailleurs une variation « Feuilles » significativement supérieure à la variation

« Mesures » ($0{,}01 < p < 0{,}05$). Il en résulte qu'il faut tenir compte de ce facteur de variation dans l'estimation de l'angle α c'est-à-dire qu'il est nécessaire de réaliser les mesures sur un minimum de 2 feuilles par plante.

L'existence de différences significatives entre niveaux a pour corollaire la nécessité du choix d'un niveau de référence. Or l'interaction Type × Niveau est ici négligeable. D'autre part, si l'on examine la variation existante entre les moyennes de feuilles aux différents niveaux on s'aperçoit que l'homogénéité est plus grande aux niveaux Base et 1/2 à l'intérieur des types, et qu'entre types, les écarts de l'hybride vis-à-vis de ses parents sont moins favorables au niveau 1/4. Enfin la variation des mesures à l'intérieur des feuilles est nettement plus faible au niveau 1/2 (85 002 avec la transformation 1 000 log cotg. $\alpha/2$) qu'aux niveaux Base (196 651) et surtout 1/4 (216 849). Toutes ces donnés s'accordent pour inciter à éliminer les mesures au niveau 1/4. Cependant il convient, pour porter un jugement définitif sur le niveau de référence à utiliser et sur la possibilité de généraliser ces résultats, d'attendre les conclusions d'un travail ultérieur portant sur une population d'individus de chacun des trois types étudiés ici (tableau 9).

TABLEAU 9

Valeurs naturelles de l'angle α exprimé en degrés et fractions décimales

Types : *Lolium perenne* L 29			*Hybride* LF 15		*Festuca pratensis* M 115	
Niveaux	Moyennes	Sommes des carrés	Moyennes	Sommes des carrés	Moyennes	Sommes des carrés
Base	37,6	81,2	49,8	636,8	78,4	591,2
	43,8	194,8	50,0	86,0	77,0	262,0
	39,8	56,8	49,2	218,8	77,2	58,8
	40,4	332,8	*49,6*	941,6	*77,5*	912,0
1/4	45,4	93,2	48,6	101,2	87,2	726,8
	44,4	197,2	56,6	189,2	74,6	219,2
	45,6	317,2	49,8	348,8	90,0	490,0
	45,1	607,6	*51,6*	639,2	*83,9*	1 436,0
1/2	45,2	110,8	55,2	28,8	78,0	38,0
	48,0	38,0	64,8	50,8	80,4	189,2
	42,8	74,8	51,6	109,2	94,8	470,8
	45,3	223,6	*57,2*	188,8	*84,4*	698,0

Pour terminer cette analyse préliminaire de la valeur distinctive de l'angle α nous avons voulu estimer l'influence du milieu sur l'expression de ce caractère en prenant pour mesure de l'effet « Milieu » la longueur de la feuille sur laquelle étaient relevées les mesures d'$\hat{\alpha}$. Nous avons ainsi établi chez LF 15 une table de corrélation basée sur 36 feuilles où les moyennes d'$\hat{\alpha}$ au niveau 1/4 varient de 37 à 67 degrés et les longueurs de limbe des feuilles culmaires de 45 à 175 millimètres. Les moyennes obtenues sont de 50,5 ± 7,4 degrés et 94,2 ± 39 millimètres. Le coefficient de corrélation $r = 0{,}044$ est sensiblement nul. Donc, dans la mesure où l'influence du milieu s'exprime de manière valable par la longueur du limbe, on voit que les variations de l'angle α en sont parfaitement indépendantes ce qui donne à ce caractère un intérêt taxinomique tout particulier.

D. — La morphologie des chromosomes

La morphologie des chromosomes peut, elle aussi, apporter des précisions intéressantes en ce qui concerne les caractéristiques spécifiques et nous pensons qu'à elle seule, dans les cas favorables où la forme des chromosomes est suffisamment différenciée (peu de chromosomes, différences de taille importantes, satellites) elle peut suffire à déterminer une espèce. Cette différenciation morphologique des chromosomes est en partie fonction de la finesse des techniques employées tant pour la préparation des chromosomes que pour l'analyse proprement dite. Nous en donnons ici une illustration par l'étude des chromosomes somatiques des espèces *Lolium perenne* et *Festuca pratensis* ainsi que de leur hybride.

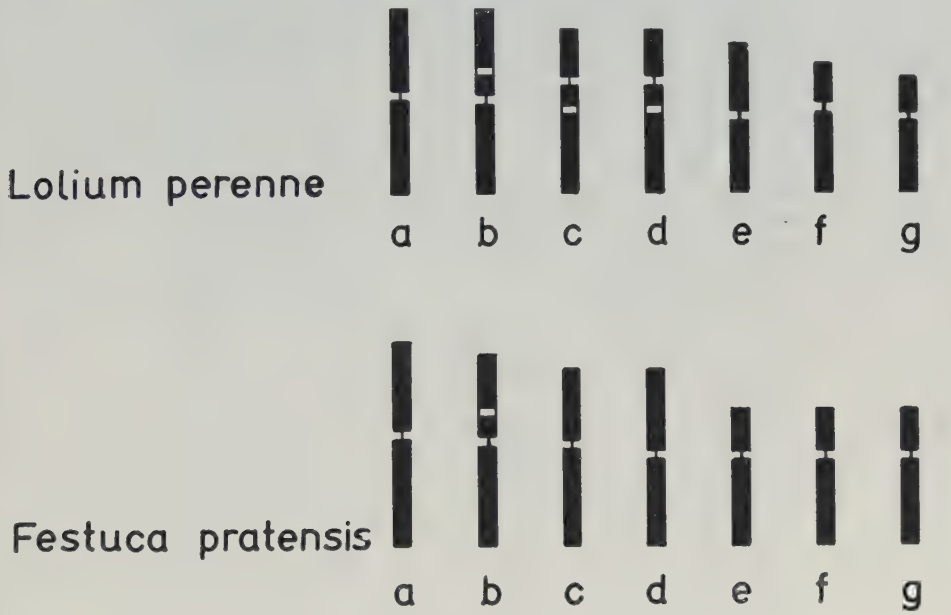
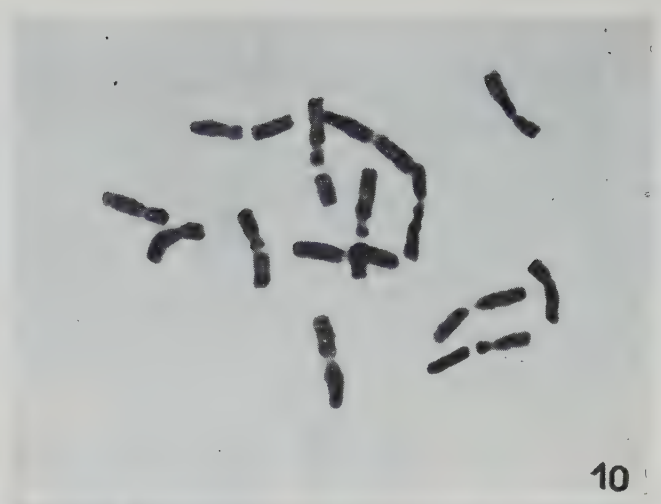


Fig. 9. — *Caryogrammes de* Lolium perenne *L. et* Festuca pratensis *Huds. Amplification* 4 700 × *environ*

Les techniques anciennes d'inclusion à la paraffine et de coloration sur coupes avec l'utilisation du violet de gentiane ou de l'hématoxyline sont parfaitement inutilisables telles quelles pour ce matériel précis et les observations des auteurs que nous avons cités au cours de la revue bibliographique concernant ce sujet ne supportent pas la comparaison avec la précision des résultats obtenus par la seule utilisation d'une technique que l'on ne connaissait pas au moment où ces travaux ont été publiés. Nous connaissons cependant le travail de Pathak (1940) qui, utilisant une technique de prétraitement des chromosomes par l'hydrate de chloral (Kagawa 1929) est parvenu à mettre en évidence la structure chromosomique des diverses espèces de *Triticum* et d'*Aegilops* par l'emploi de la méthode d'inclusion à la paraffine et coloration au violet de gentiane ou au Feulgen-vert lumière. La technique d'écrasement des pointes de racines est actuellement universellement connue à quelques variantes près et nous avons décrit plus haut les modalités d'exécution de celle qui a été employée dans la réalisation de ce travail.



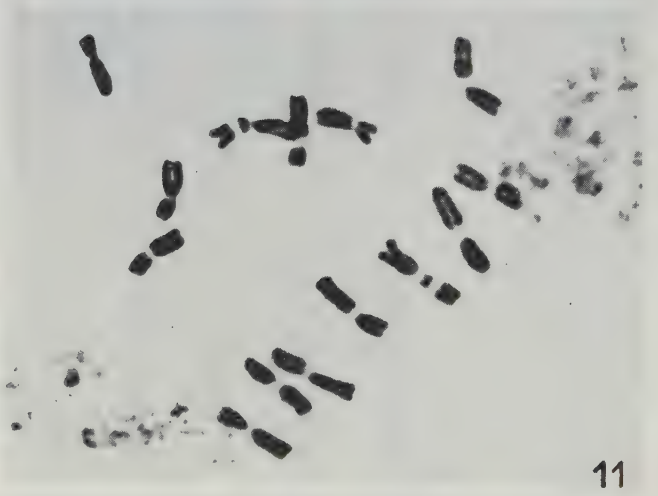


FIG. 10-11-12. *Chromosomes mitotiques en métaphase, obtenus par la technique d'écrasement à l'orcéine acétique sur préfixation à l'α-monochloronaphtalène.*

(10) Lolium perenne. (11) Festuca pratensis (12) *Hybride* F_1 *Amplification* 2 000 ×.

Il est ainsi possible de distinguer dans les deux espèces parentes certaines paires particulièrement caractéristiques par le nombre de leurs constrictions, leur taille et l'emplacement des constrictions. On peut ainsi aboutir à des caryotypes tels que ceux décrits par Essad (1954) chez diverses espèces du genre *Lolium*. Cependant, étant donné les variations constatées, certaines distinctions restent douteuses ou même cachées, et, chez l'hybride *Lolium perenne* × *Festuca pratensis*, il devient même très difficile de reconnaître de façon purement visuelle les différents chromosomes des espèces parentes. Nous avons ainsi été amené à préciser quantitativement les caractères distinctifs des chromosomes d'un même stock, d'abord chez les parents puis chez les hybrides.

Sur les dessins tracés à la chambre claire (amplification 3 200 ×) chaque bras ou segment de chromosome a été mesuré au quart de millimètre près. A partir de ces données brutes, il devient alors possible de classer les chromosomes par ordre de taille et d'établir pour chacun un rapport ne tenant pas compte des constrictions secondaires (1) *Bras court* C sur *Bras long* L et un autre rapport *Longueur Totale* T sur *Longueur Moyenne* θ des chromosomes de la plaque métaphasique correspondante. On aboutit alors dans les espèces à une classification des chromosomes par paires, indépendante de la variation constatée entre plaques métaphasiques (2). Le tableau 10 expose les valeurs moyennes obtenues pour chaque paire de chromosomes chez les espèces parentes. On obtient de cette façon un caryogramme résultant des moyennes de 5 cellules (figures 9, 10, 11, 12).

Nous avons ainsi distingué les paires de chromosomes décrites ci-dessous :

		Bras long (en μ)	Bras court
Lolium perenne L.			
	a	2,70	2,40
Sat	*b*	2,58	0,62–1,71
Sat	*c* et *d*	2,31–0,62	1,39
	e	2,13	1,99
	f	2,37	1,17
	g	2,03	1,09
Festuca pratensis Huds.			
	a	3,14	2,57
Sat —	*b*	2,94	0,62–1,56
	c	2,83	2,05
	d	2,50	2,32
	e — *f* — *g*	2,47	1,31

Les rapports T/θ et C/L sont donnés dans le tableau 10.

Le même processus a été appliqué à 5 plaques métaphasiques issues de deux hybrides F_1 en comparant chaque chromosome à la valeur θ_E obtenue à partir de l'ensemble des chromosomes *issus de la même espèce*, grâce à la possibilité de distinction totale des stocks chromosomiques des deux espèces parentes. L'identité des chromosomes des parents dans les hybrides se retrouve d'une façon relativement précise tant pour les rapports T/θ_E et C/L que pour les longueurs totales moyennes par chromosome. Ceci se retrouve finalement dans les valeurs de θ moyens qui sont de *4,20* chez *Lolium perenne* et de 4,5 pour les chromosomes correspondants de l'hybride, de *4,56* chez *Festuca pratensis* avec une valeur de 4,82 chez l'hybride dont la valeur moyenne $\theta_{LF} = 4,47$ (tableau 11).

(1) Celles-ci ont été localisées sur l'aspect morphologique : les constrictions secondaires correspondent à des intervalles chromosomiques plus nets que ceux des constrictions centromériques.

(2) La variation entre plaques la plus considérables que nous ayons constatée a trait aux plaques 18 et 25 de *Lolium perenne* S. 52.

TABLEAU IO

Mensurations et rapports relevés sur caryotypes de Lolium perenne *et de* Festuca pratensis

Lolium	θ (en μ)		*a*	*b*	*c-d*	*e*	*f*	*g*	*Festuca*	θ (en μ)		*a*	*b*	*c*	*d*	*e-f-g*
L 29 42..	3,7	T/θ	1,17	1,10	1,03	1,02	0,89	0,74	M 115 18..	4,48	T/θ	1,27	1,18	1,06	1,04	0,84
		C/L	*0,72*	*0,92*	*0,54*	*0,92*	*0,50*	*0,75*			C/L	*0,82*	*0,64*	*0,69*	*0,87*	*0,55*
78..	3,9	T/θ	1,22	1,26	1,06	0,89	0,81	0,71	19..	4,66	T/θ	1,21	1,14	1,06	1,09	0,83
		C/L	*1,00*	*0,94*	*0,48*	*0,91*	*0,60*	*0,52*			C/L	*0,76*	*0,70*	*0,61*	*0,97*	*0,50*
S 52 18..	5,5	T/θ	1,15	1,14	1,02	1,08	0,84	0,75	59..	5,17	T/θ	1,30	1,12	1,03	1,09	0,82
		C/L	*0,88*	*0,78*	*0,64*	*1,00*	*0,48*	*0,43*			C/L	*0,91*	*0,76*	*0,66*	*0,95*	*0,55*
25..	3,7	T/θ	1,29	1,18	1,00	1,01	0,79	0,75	R 13 71..	4,50	T/θ	1,28	1,08	1,14	0,99	0,84
		C/L	*0,89*	*0,96*	*0,63*	*0,96*	*0,46*	*0,50*			C/L	*0,85*	*0,82*	*0,94*	*0,90*	*0,56*
S (11 × 12) 17..	4,2	T/θ	1,23	1,17	1,04	0,88	0,88	0,76	85..	4,01	T/θ	1,19	1,19	1,07	1,05	0,82
		C/L	*0,89*	*0,97*	*0,65*	*0,88*	*0,42*	*0,58*			C/L	*0,74*	*0,85*	*0,77*	*0,93*	*0,49*
T moyen (en μ)			5,10	4,91	4,32	4,12	3,54	3,12	T moyen (en μ)			5,71	5,12	4,88	4,82	3,78
T/θ moyen			1,21	1,17	1,03	0,98	0,84	0,74	T/θ moyen			1,25	1,12	1,07	1,05	0,83
C/L moyen			*0,87*	*0,90*	*0,59*	*0,94*	*0,49*	*0,54*	C/L moyen			*0,82*	*0,75*	*0,73*	*0,92*	*0,53*

Nota. Les paires *c* et *d* de *Lolium*, *e*, *f* et *g* de *Festuca* ont été rassemblées pour l'obtention de valeurs moyennes globales en raison d'une fluctuation des mesures individuelles qui s'oppose à une discrimination certaine (voir tableau 11).

Par contre, les paires *f* et *g* de *Lolium* ont été séparées bien que dans certaine cellules elles soient parfaitement indistinguibles. On peut considérer que ce cas se situe à la limite des possibilités de discrimination de la méthode.

TABLEAU II

Mensurations et rapports relevés sur caryotypes de deux hybrides F_1

	θ (en μ)		Chromosomes issus de *Lolium perenne*							Chromosomes issus de *Festuca pratensis*						
			a	*b*	*c*	*d*	*e*	*f*	*g*	*a*	*b*	*c*	*d*	*e*	*f*	*g*
Espèces parentes	4,38	T/θ	1,21	1,17	1,03		0,98	0,84	0,74	1,25	1,12	1,07	1,05		0,83	
		C/L	*0,87*	*0,90*	*0,59*		*0,94*	*0,49*	*0,54*	*0,82*	*0,75*	*0,73*	*0,92*		*0,53*	
Hybrides F_1																
LF 15 13	4,97	T/θ_E	1,29	1,09	1,02	1,02	0,99	0,82	0,78	1,26	1,02	1,0	1,11	0,94	0,88	0,79
		C/L	*0,73*	*0,88*	*0,67*	*0,76*	*0,93*	*0,50*	*0,53*	*0,95*	*0,59*	*0,70*	*0,90*	*0,60*	*0,36*	*0,69*
28	4,34	T/θ_E	1,29	1,13	0,86	0,86	1,05	0,94	0,86	1,19	1,03	1,06	0,96	1,0	0,96	0,80
		C/L	*0,94*	*0,93*	*0,83*	*0,83*	*0,93*	*0,50*	*0,57*	*1,0*	*0,72*	*0,78*	*0,81*	*0,67*	*0,61*	*0,60*
30	4,63	T/θ_E	1,20	1,12	1,09	0,94	1,05	0,80	0,80	1,14	1,17	0,95	0,98	0,95	0,95	0,89
		C/L	*0,65*	*0,72*	*0,76*	*0,53*	*0,93*	*0,57*	*0,57*	*0,80*	*0,68*	*0,87*	*0,94*	*0,67*	*0,67*	*0,55*
LF 16 16	4,25	T/θ_E	1,30	1,18	1,06	0,91	1,02	0,79	0,75	1,24	1,10	1,17	0,97	0,89	0,86	0,76
		C/L	*0,94*	*1,0*	*0,50*	*0,53*	*1,0*	*0,43*	*0,46*	*0,89*	*0,68*	*0,70*	*1,0*	*0,44*	*0,56*	*0,37*
27	4,22	T/θ_E	1,30	1,27	1,03	1,03	0,95	0,79	0,71	1,10	1,13	1,03	0,92	0,96	0,89	0,86
		C/L	*0,87*	*0,88*	*0,53*	*0,53*	*1,0*	*0,66*	*0,50*	*0,88*	*0,74*	*0,77*	*0,93*	*0,55*	*0,62*	*0,56*
T moyen (en μ)			5,22	4,82	4,22	3,97	4,22	3,44	3,25	5,72	5,50	5,0	4,78	4,56	4,37	3,94
T/θ_E moyen			1,26	1,16	1,01	0,95	1,01	0,83	0,78	1,19	1,09	1,04	0,99	0,94	0,91	0,82
C/L moyen			*0,83*	*0,88*	*0,66*	*0,64*	*0,96*	*0,53*	*0,53*	*0,90*	*0,68*	*0,76*	*0,92*	*0,59*	*0,56*	*0,55*

D'après l'ensemble des longueurs de chromosomes obtenues et en supposant une variation aléatoire identique dans les trois types on obtient un écart-type de T égal à 0,61 μ avec 182 degrés de liberté, ce qui permet une comparaison des différentes valeurs de θ par le test *t*. Les probabilités obtenues pour les différences *Lolium Festuca* et *Lolium*-Hybrides sont au plus égales à 0,01. Par contre, θ_F n'est pas significativement différent de $\bar{\theta}_{LF}$. Il est de plus extrêmement intéressant de remarquer que les longueurs moyennes des chromosomes *Lolium* et *Festuca* des hybrides ne sont pas significativement différentes des θ obtenus dans les espèces (probabilités respectives $> 0{,}70$ et $> 0{,}10$), ce qui signifie que les chromosomes associés chez les hybrides ont conservé leur taille originelle.

Nous avons cependant observé une variation qualitative dans les hybrides pour le chromosome *b* de *Festuca pratensis* dont la constriction secondaire disparaît 4 fois sur les 5 cellules analysées alors qu'à l'intérieur de l'espèce, cette constriction secondaire est toujours parfaitement nette. Nous rapprocherons de ce fait la suppression fréquente d'une ou deux constrictions secondaires des paires de chromosomes *c-d* du *Lolium perenne* : il pourrait s'agir là d'un fait dû à un phénomène de compétition entre organisateurs de nucléoles dont on sait la correspondance avec les constrictions secondaires (cf. Gates, 1942). Selon la terminologie de Navashin (1934) il s'agit d'un cas *d'amphiplastie différentielle* (altérations de chromosomes provoquées par certaines combinaisons interspécifiques) mise en évidence par cet auteur chez des hybrides interspécifiques de *Crepis* où elle résulterait d'une interaction chromosomique. Des observations analogues ont été faites par Darlington (1941) chez *Paris quadrifolia*.

L'examen comparatif des caryogramme de *Lolium perenne* et *Festuca pratensis* appelle certains commentaires. En effet, malgré la dissemblance individuelle apparente des chromosomes des deux stocks qu'il est possible de séparer dans l'hybride, on ne peut qu'être frappé de l'homologie existant entre les deux caryogrammes où les chromosomes sont classés, séparément dans les deux espèces, par ordre de taille décroissante. Il est par ailleurs possible que l'homologie des paires *e*, *f* et *g* des deux espèces soit plus étroite qu'il n'apparaît sur les caryogrammes si l'on pouvait discriminer entre les trois dernières paires de *Festuca pratensis* que le seul jeu de la fluctuation nous a contraint à grouper.

A cet égard, les différences constatées entre *Lolium perenne* et *Festuca pratensis* se ramèneraient à un raccourcissement relatif des chromosomes et à l'apparition de 2 constrictions secondaires supplémentaires chez *Lolium perenne* en même temps qu'à une modification entre espèces de certains chromosomes correspondant à une transformation des rapports C/L, par un processus qui pourrait être l'inversion péricentrique. Signalons qu'au cours de la division réductionnelle les chromosomes perdent leur individualité morphologique et il n'est pas possible d'y préciser quels appariements se réalisent chez l'hybride.

CONCLUSIONS

Nous avons tenté au cours de cette étude de préciser les caractères propres aux espèces *Lolium perenne* L., *Festuca pratensis* Huds. et à leur hybride F_1, sur trois plans très différents : la morphologie externe, l'anatomie des feuilles et la morphologie des chromosomes.

Sur le plan de la morphologie externe nous avons hiérarchisé les différents caractères observables en fonction de leur constance spécifique et de leur précision, en tenant compte des descriptions de différents auteurs que nous avons complétées par nos propres observations qui portent sur des hybrides artificiels parfaitement sûrs. A ces observations nous avons adjoint l'analyse statistique de différents caractères mesurables des tiges et des inflorescences. Les facteurs de variation contrôlés (Plantes et Années) ont permis de montrer que, dans les limites du matériel étudié tout au moins, les valeurs des rapports *Longueur de Gaines sur Longueur de Glume supérieure* et *Largeur de dernière Feuille culmaire sur Longueur de Glume supérieure* sont très nettement supérieurs aux caractères quantitatifs simples qui présentent une variation importante. Le *nombre de fleurs de l'épillet entièrement recouvrables par la glume supérieure* est aussi un caractère particulièrement intéressant sous condition de situer l'observation à un niveau déterminé de l'inflorescence.

L'*anatomie du limbe de la dernière feuille culmaire* apporte de son côté des renseignements précieux sur l'état de différenciation des deux espèces parentes et de leur hybride. Le degré de sclérification constaté chez *Lolium perenne* est nettement réduit par rapport aux deux autres types, mais la carène de la feuille demeure le trait distinctif le plus constant de cette espèce avec l'aspect d'ensemble des coupes. Nous avons analysé cet aspect caractéristique des coupes de feuilles des différents types (qui ne permet absolument pas de distinguer *Festuca pratensis* de l'hybride) en précisant leur forme géométrique qui, étant donnée la constance des portées de voûtes dans les feuilles, les espèces et entre espèces, se trouve résumée par la mesure de l'angle α défini dans le cours de ce travail et dont l'intérêt sera précisé ultérieurement sur la base des résultats préliminaires exposés ici.

Nous avons été conduit, pour caractériser exactement les *chromosomes* des espèces étudiées et vérifier leur comportement en association chez les hybrides, à effectuer un relevé exact des dimensions individuelles de chacun des éléments du stock chromosomique. Il apparaît ainsi que, outre la fluctuation inévitable à l'intérieur d'une même cellule, des variations importantes se révèlent d'une cellule à l'autre. Cependant la longueur moyenne des chromosomes de *Lolium perenne* demeure significativement inférieure à celle de *Festuca pratensis* et des hybrides. En outre, les rapports des chromosomes entre eux, c'est-à-dire leur longueur relative à l'intérieur de chaque cellule, sont assez constants. Il en est de même des rapports des bras de chaque chromosome qui, avec la présence ou l'absence de constrictions secondaires, caractérisent chaque chromosome, lui donnent son faciès particulier. Nous avons ainsi pu établir de manière très précise le caryogramme de chacune des espèces parentes et contrôler que leur chromosomes demeurent strictement inchangés dans l'hybride à l'exception toutefois d'un caractère qualitatif : disparition non absolument constante de la constriction secondaire du chromosome nucléolaire de *Festuca pratensis*. Une certaine analogie a aussi pu être mise en évidence entre les chromosomes des deux espèces.

La différenciation des formes hybrides se révèle particulièrement délicate : seule l'étude du caryotype permet à coup sûr d'établir l'origine hybride par la juxtaposition des génomes des deux parents. Sur les autres plans de l'analyse il est seulement possible d'accumuler les probabilités. Parmi ces caractères, ceux qui, dans le matériel étudié donnent la meilleure distinction sont le « Nombre de fleurs par glume », les rapports

longueur de gaines et largeur de feuilles sur longueur de glume, la longueur de baguette, et enfin l'angle α.

D'autres caractères sont aussi utilisables : il s'agit des ramifications d'épis, de la présence de glumes inférieures ou d'indéhiscence staminale. Mais leur apparition accidentelle dans les espèces parentes ne leur confère qu'une valeur de probabilité au même titre que les autres caractères à dominance incomplète. La pédonculation des épillets n'est pas non plus un caractère constant des hybrides F_1.

En dernière analyse, on peut écrire que les caractères des parents se fondent étroitement chez l'hybride, à l'exception de la morphologie des chromosomes qui demeure pratiquement inchangée.

IV. LA MÉIOSE CHEZ LES PARENTS ET LES HYBRIDES F_1

Introduction

Dès 1933, Peto a présenté une analyse des phénomènes de méiose tels qu'il a pu les observer sur 5 plantes issues du croisement *Lolium perenne* × *Festuca pratensis*. Selon ces observations, limitées à 6 cellules par plante, aucune anomalie notable ne peut être relevée si ce n'est la formation d'un quadrivalent et d'univalents chez un des hybrides, et la présence d'univalents chez un autre. Ces résultats n'ont pas été repris jusqu'ici et leur portée, somme toute assez restreinte, semblait mériter une confirmation qui fait l'objet du présent chapitre.

On peut définir la méiose comme étant le type de division cellulaire qui donne naissance aux cellules sexuelles et qui est caractérisé par la réduction chromosomique qu'elle implique normalement. L'aptitude à l'appariement des chromosomes résulterait d'un retard du cycle chromosomique par rapport à l'entrée en prophase de la cellule ; c'est la théorie de précocité de Darlington (1937 *a*).

Selon cette théorie, les chromomères seraient doués d'un pouvoir d'attraction saturé par une duplication externe (appariement) ou interne (clivage). Cette attraction ne pourrait, de plus, s'exercer qu'entre particules homologues, la nature exacte de cette homologie étant inconnue mais correspondant à une identité morphologique fine telle qu'on peut la mettre en évidence sur les chromosomes polyténiques des glandes salivaires des Diptères. On sait par ailleurs que l'homologie exacte des chromosomes n'est pas une condition suffisante pour assurer un appariement total des chromosomes d'un individu diploïde, car dans le cadre de l'espèce, on a pu mettre en évidence l'action de certains gènes récessifs qui entraînent une inhibition de l'appariement (Yamamoto, 1934, Ramaer 1935). Entre espèces, la plupart des cas d'hybridations connus s'insèrent apparemment très bien dans le schéma classique « homologie-appariement ». En effet, de l'absence d'appariement chez un hybride interspécifique, on conclut à l'absence d'homologie. Mais la question semble se compliquer depuis que Riley et ses collaborateurs (1958-59) et Sears et Okamoto (1958) ont montré que l'absence d'un certain chromosome du blé (le chromosome V) entraînait chez les hybrides Blé × Seigle ou chez *Triticum vulgare* des associations entre chromosomes appartenant à des génomes que l'on considérait jusque-là comme hétérologues. Ces associations se produisent non seulement entre chromosomes des deux espèces parentes, mais encore entre chromosomes différents du Blé (autosyndèse *sensu stricto*).

Il en résulte que seuls des segments homologues de chromosomes sont susceptibles de s'apparier *activement*, mais que l'absence d'appariement ne signifie pas nécessairement absence d'homologie, étant donné que les appariements sont soumis à l'influence de certains facteurs du milieu nucléaire.

Certains hybrides interspécifiques, qui ont été groupés par Clausen, Keck et Hiesey (1945) sous le vocable d'hybrides interécospécifiques, présentent une forme particulière des phénomènes d'homologies chromosomiques. Ces hybrides présentent un appariement satisfaisant au niveau diploïde et sont néanmoins fortement stériles. Après doublement chromosomique, on observe un relèvement de la fertilité qui peut être total, en même temps que l'on n'observe aucune formation de multivalents en méiose (*Galeopsis Tetrahit* artificiel de Müntzing 1930-32), ou qui peut n'être que partiel avec une méiose assez semblable à celle d'un autotétraploïde : *Crepis rubra* × *C. foetida* (Poole, 1931). Le comportement chromosomique du *Galeopsis pubescens* × *G. speciosa* de Müntzing a été interprété par cet auteur comme révélant l'existence d'affinités différentielles entre chromosomes : à chaque chromosome d'une espèce correspond un chromosome de l'autre espèce, mais cette affinité est relativement faible, si bien que l'appariement a lieu préférentiellement entre éléments identiques lorsque la garnitures est doublée ; d'où la formation exclusive de bivalents chez l'amphidiploïde *G. Tetrahit*, et le retour à une fertilité normale par le jeu d'une disjonction équilibrée des gènes parentaux. Cette hypothèse a été reprise par Stebbins (1945, 1947 et 1950) qui explique cet appariement préférentiel par l'existence de nombreux remaniements structuraux trop petits pour être repérables cytologiquement, mais suffisamment nombreux sur l'ensemble des chromosomes pour correspondre à une réduction sensible de ce que l'on peut appeler la « tendance à l'appariement » des chromosomes parentaux. Les chromosomes homéologues seraient donc constitués d'une alternance de segments homologues et non homologues (ceux-ci subissant passivement ou malgré eux l'appariement) correspondant sur une longueur quelconque à des délétions, duplications ou autres transformations hétérozygotes qui seraient responsables, par les disjonctions subies, des phénomènes de stérilité observés au niveau diploïde.

Or, nous avons établi (chapitre III) que les stocks chromosomiques de *Lolium perenne* et de *Festuca pratensis* sont morphologiquement distincts et nous savons d'après le travail de Peto que la méiose des hybrides F_1 paraît normale. La question se pose donc dès l'abord, de savoir si ces stocks chromosomiques sont homologues ou seulement homéologues, c'est-à-dire qu'il importe de savoir si la différenciation spécifique qui s'est exercée sur la morphologie chromosomique correspond à une différenciation structurale ou purement physiologique. Cette deuxième possibilité se réfère à l'hypothèse présentée par Togby (1943) d'un contrôle autonome pour chaque chromosome du degré de contraction atteint en métaphase par le chromonéma (cité par Stebbins 1950). Deux types complémentaires d'investigation se présentent alors :

1° *Au niveau* 2n, il est justifié de considérer la fréquence des chiasmas comme une mesure de l'homologie des chromosomes partenaires : plus grande est la longueur appariée, plus le nombre de chiasmas réalisables est élevé, dans la mesure cependant où n'interviennent pas des facteurs d'inhibition géniques (asynapsis ou desynapsis signalées à maintes reprises depuis Beadle 1930-33) ou externes (Grant 1952, Hyde et Paliwal 1958, Wilson 1959 *a*). Par ailleurs, il est nécessaire de tenir compte du phénomène de terminalisation des chiasmas qui peut faire dévier les fréquences de chiasmas observables en métaphase d'une façon indépendante de l'homologie des chromosomes associés. L'existence d'un chiasma terminal peut en effet correspondre à la terminalisation complète d'un, deux ou plusieurs chiasmas initialement formés. Or, comme on peut supposer que la terminalisation sera d'autant plus rapide et com-

plète que les conditions de réalisation de la méiose seront plus favorables, on risque, en dénombrant indistinctement tous les chiasmas visibles en métaphase, de sous-estiler ou de surestimer suivant les cas, l'homologie des génomes associés. Comme, de plus, cette terminalisation continue à évoluer jusqu'à l'anaphase, on ne peut éviter l'influence de cette cause supplémentaire de variation. C'est pourquoi nous avons résolu de ne considérer en métaphase I que la présence ou l'absence d'une « *liaison* » par paire de bras de chromosomes : nous revenons en fait à la première distinction faite par les cytogénéticiens entre bivalents en anneau, bivalents droits et paires d'univalents.

2° *Au niveau 4n*, il doit être possible de préciser la nature des relations établies d'après l'étude des méioses diploïdes : homo- ou homéologies des chromosomes associés, origine génique ou structurale des asyndèses possibles.

A. — Critères d'associations chromosomiques diploïdes

Deux paramètres semblent pouvoir caractériser commodément les associations chromosomiques observées en métaphase I chez les diploïdes. Ce sont :

1° *la fréquence d'association* p qui est égale au rapport $\frac{a+d}{7m}$ où a est le nombre de bivalents en anneau, d le nombre de bivalents droits, m le nombre de cellules analysées et où 7 représente le nombre de paires de chromosomes par cellule. p représente donc la probabilité moyenne d'appariement d'une paire de chromosomes homologues (ou homéologues) pour la plante considérée. C'est aussi le complément à 1 de la fréquence des paires d'univalents u. Dans l'espèce, cette valeur p mesure la régularité du nombre chromosomique des gamètes formés par la plante $2n$ considérée et doit donc se trouver en liaison avec une certaine forme de stérilité. Chez les hybrides $2n$, p sera une première mesure de l'homologie des génomes associés par comparaison avec les valeurs obtenues à l'intérieur des espèces parentes. Mais cette caractéristique demeure insuffisante et doit être précisée par un deuxième paramètre.

2° *l'intensité de liaison* $l = \frac{a}{a+d}$, rapport du nombre de bivalents en anneau au nombre total de bivalents. Si p donne une représentation de la disjonction chromosomique en anaphase I, le paramètre l révèle de façon plus nuancée l'existence d'obstacles susceptibles d'intervenir au cours de l'appariement ou de la formation des chiasmas.

Bien évidemment, ces paramètres ne peuvent rendre compte de façon très détaillée de l'ensemble des processus prophasiques, mais, outre les possibilités d'analyse qu'ils sont susceptibles d'offrir, ils permettent de retrouver aisément les diverses caractéristiques de la métaphase : lorsque $n = 7$, comme dans le cas présent,

$$a = 7mpl \qquad d = 7mp\,(1 - l) \qquad u = 7m\,(1-p)$$

Les différents chiasmas éventuels intéressant une paire de bras de chromosomes étant considérés comme une *liaison* au même titre qu'un unique chiasma pour les raisons indiquées plus haut, la fréquence des liaisons par paire de chromosomes $\frac{2a+d}{7m} = p(1+l)$ et l'on peut de manière analogue obtenir la fréquence des liaisons par bivalent $\frac{2a+d}{a+d} = 1 + l$.

B. — Les associations chromosomiques des parents et hybrides F_1

1° Au niveau diploïde

Rappelons d'abord que les différents processus de la méiose sont sous la dépendance étroite d'un patrimoine héréditaire très variable d'une plante à une autre dans ce matériel allogame et *a fortiori* dans l'ensemble des populations qui constituent l'espèce. Cependant cette variation est partiellement contrôlable par l'utilisation de plantes appartenant à des écotypes différents et, si notre prospection dans ce sens n'a pas l'ampleur désirable en raison des difficultés des croisements et de l'importance matérielle du travail qu'une telle prospection suppose, nous avons étendu notre analyse à des hybrides issus de parents d'origines différentes dans chaque espèce. Nous avons aussi contrôlé le comportement individuel des parents par l'étude de leur descendance en fécondation libre d'une part, pour juger de la réaction moyenne de ces parents avec les populations diverses réunies en collections sur le lieu de notre travail, et d'autre part, par l'étude de leur descendance en autofécondation en vue d'apprécier leurs caractéristiques potentielles héréditaires.

Les paramètres p et l tels qu'ils ont été définis précédemment, représentent une estimée moyenne des caractéristiques d'appariement d'une population de cellules présentant à cet égard une certaine fluctuation. Cette fluctuation peut être définie avec exactitude, pour l'échantillonnage étudié, par l'écart-type des valeurs obtenues, soit entre plantes, soit entre groupes de plantes, suivant les cas.

Le tableau 12 résume l'ensemble des données que nous avons recueillies dans les espèces parentes et chez les hybrides F_1 en ce qui concerne les appariements de métaphase I.

TABLEAU 12

Méioses — Fertilités polliniques

Plante ou famille	Nbre de plantes	p	l	GP %
L. perenne L 29	1	0,996	0,587	63 (56 à 78)
L 29 FL ..	14	0,993 ± 0,014	0,643 ± 0,082	33 (0,5 à 65)
L 29 AA ..	18	0,834 ± 0,177	0,543 ± 0,178	43 (0,5 à 82)
S 52.....	1	1,0	0,755	85 (70 à 94)
S 52 FL ..	10	0,990 ± 0,017	0,638 ± 0,102	79 (56 à 93)
S 52 AA ..	8	0,993 ± 0,017	0,696 ± 0,096	88 (70 à 95)
F. pratensis M 115 ...	1	1,0	0,934	89
M 115 FL	8	0,991 ± 0,024	0,720 ± 0,053	86 (75 à 93)
M 115 AA	8	0,973 ± 0,030	0,747 ± 0,062	82 (60 à 97)
R 13	1	0,994	0,684	93
R 13 FL ..	6	0,999 ± 0,001	0,800 ± 0,042	76 (33 à 95)
R 13 AA ..	5	0,961 ± 0,047	0,649 ± 0,079	81 (69 à 93)
Parents FL global ...	38	0,993 ± 0,012	0,682 ± 0,097	
L. per. × *F. prat.* global	5	0,968 ± 0,015	0,732 ± 0,036	0,9 (0 à 5,8)
LF 15 ...	1	0,940	0,691	0,3 (0 à 1,1)
LF 16 ...	1	0,982	0,712	2,0 (0,3 à 5,8)
LF 17 ...	1	0,980	0,738	0,8
LF 18 ...	1	0,965	0,789	0,4
LF 19 ...	1	0,973	0,733	1,1 (1,3 et 1,0)

Pour chaque famille des parents ont été distingués : la plante utilisée dans les croisements et ses descendants issus de fécondation libre d'une part, et d'autofécondation d'autre part. A ces deux dernières catégories de plantes ont été adjointes les valeurs de l'écart-type entre plantes, qui mesure la variation à l'intérieur de la fratrie considérée. En outre, ont été indiquées les valeurs moyennes de p et de l avec leurs écart-types pour l'ensemble des fécondations libres d'une part et pour l'ensemble des hybrides F_1 d'autre part.

Un certain nombre d'observations peuvent en être tirées :

a) Les valeurs de l manifestent une variation importante dans les différentes familles, mais les différences constatées entre groupes n'étant pas significatives, il n'est pas possible d'en tirer de conclusions intéressantes dans le cadre de cette étude. Nous limiterons donc ici l'analyse des caractéristiques de méiose aux seules valeurs de p.

b) Dans les espèces parentes, les distinctions faites entre clone parental, descendance issue de fécondation libre et descendance issue d'autofécondation, ne révèlent pas de tendance nettes autorisant une remarque d'ordre général. On constate seulement une réduction non significative des valeurs de p dans les familles autofécondées R 13 et M 115, alors que chez S 52 l'ensemble des descendants présente une remarquable homogénéité. On peut donc admettre que ces trois familles ne possèdent aucun facteur susceptible de modifier les associations chromosomiques Par contre, dans la famille L 29, l'autofécondation révèle l'existence d'un facteur d'asyndèse qui réduit nettement la valeur de p et introduit une variation hautement significative ($F = 156$) lorsqu'on la compare à celle des plantes de la même famille issues de fécondation libre.

La valeur moyenne de p calculée sur l'ensemble des descendants de fécondation libre des espèces parentes, qui est de $0{,}993 \pm 0{,}012$ met en évidence que chez *Lolium perenne* et *Festuca pratensis*, des plantes que l'on peut considérer comme normales présentent cependant en moyenne 0,7 p. 100 d'univalents, soit 7 appariements « manqués » sur 1 000.

c) Chez les hybrides F_1, cette fréquence de non-appariement passe à 3,2 p. 100 avec une variation entre plantes sensiblement identique à celle que nous avons relevée dans les espèces parentes. Le test t de Student-Fisher établi pour comparer cette valeur d'appariement avec celle des fécondations libres des parents indique une différence significative au seuil de 0,01. Si donc, il n'est pas rare de rencontrer dans les espèces parentes des individus présentant une valeur d'appariement p inférieure ou égale à celle des hybrides F_1, la constance de ces valeurs réduites chez ceux-ci, les rend significatives.

2° Au niveau tétraploïde

Nous avons obtenu le doublement chromosomique de deux hybrides F_1 (LF 15 et LF 16) au moyen d'un traitement à la colchicine dont le détail est donné plus haut (Chapitre II : Matériel et Méthodes). La méiose de ces deux amphiploïdes a été comparée à celle d'un *Lolium perenne* autotétraploïde spontanément apparu dans nos

pépinières (figures 13, 14, 15). Cette étude a fait l'objet d'une note préliminaire (Essad 1956) et les données ci-dessous ont été par ailleurs utilisées à l'occasion d'une mise au point portant sur la polyploïdie (Essad 1957).

TABLEAU 13

		Nbre de cellules	IV	III + I	II	I	$\bar{p}$	% AI 14-14	% bon pollen
F_1 $4n$	LF 15_{4n}	50	2,08	0,92	7,18	1,64	0,909	20	25
	LF 16_{4n}	55	2,54	0,27	7,62	1,49	0,937	31	57
L. perenne $4n$	L (29)-5	79	2,95	0,05	7,89	0,20	0,991	64,5	89

La fréquence des quadrivalents potentiels [IV + (III + I)] est pratiquement identique chez les trois plantes. La fréquence de bivalents (II) par cellule est plus faible chez les hybrides que chez l'autotétraploïde alors qu'un état d'allopolyploïdie segmentaire devrait entraîner une augmentation de ces fréquences au détriment de celle des quadrivalents, d'où un rapport IV potentiels sur II nécessairement plus faible. En fait, les valeurs de ce rapport pour LF 15 et LF 16, respectivement de 0,417 et 0,368, encadrent celle du témoin *Lolium* autotétraploïde qui est de 0,380. La seule différence susceptible de caractériser les amphiploïdes se trouve être une asyndèse sensible dans les fréquences de III + I et d'I ou dans les valeurs de $\bar{p}$ qui les représentent globalement. Si l'on tient compte de ce que la tétraploïdie en soi entraîne toujours une légère asyndèse, la comparaison des valeurs de $\bar{p}$ obtenues ici avec les valeurs correspondantes relevées au niveau $2n$ (tableau 12) permet de noter la correspondance étroite existant entre les niveaux $2n$ et $4n$ de chaque plante hybride en ce qui concerne l'appariement chrosmosomique. Pour LF 15 et LF 16, les réductions de la valeur de $\bar{p}$ apportées par le doublement chromosomique sont très voisines (respectivement 0,031 et 0,045).

A titre indicatif, ont été portés sur le tableau 13, les pourcentages d'anaphases I présentant une répartition égale des 28 chromosomes du stock de ces plantes ainsi que les pourcentages correspondants de pollen bien constitué.

Ces pourcentages sont en liaison étroite avec les valeurs de $\bar{p}$, sans que l'on puisse établir à coup sûr si la réduction du pourcentage de bon pollen est uniquement provoquée par la réduction des fréquences de disjonctions symétriques. Cette considération présente une importance non négligeable, car, comme nous le verrons au chapitre suivant, la stérilité pollinique des hybrides F_1 $2n$ est quasi totale, malgré une méiose peu différente de la normale. Or, si cette stérilité diploïde peut s'expliquer par une répartition aléatoire des gènes des deux espèces, et si les associations tétrasomiques se réalisent au hasard comme les observations précédentes le laissent supposer, la disjonction des gènes des deux espèces doit exister aussi à ce niveau et par conséquent entraîner une stérilité importante qui s'ajouterait à la stérilité chromosomique liée aux répartitions inégales de chromosomes en métaphase I. Cependant il convient de remarquer que les individus 4n sont d'une part beaucoup plus tolérants aux déséquilibres chromosomiques que les individus $2n$ et que, d'autre part, le doublement des stocks géniques parentaux dans un même hybride peut entraîner la suppression d'équilibres défectueux dans les gamètes et dans les descendants. Ce problème particulier sera développé plus loin (chapitre VI).

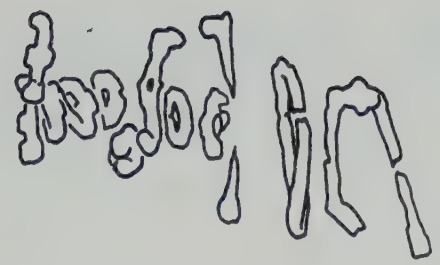


FIG. 13. — Lolium perenne *autotétraploïde* (L 29) — 5
Métaphase I (2 000 ×)

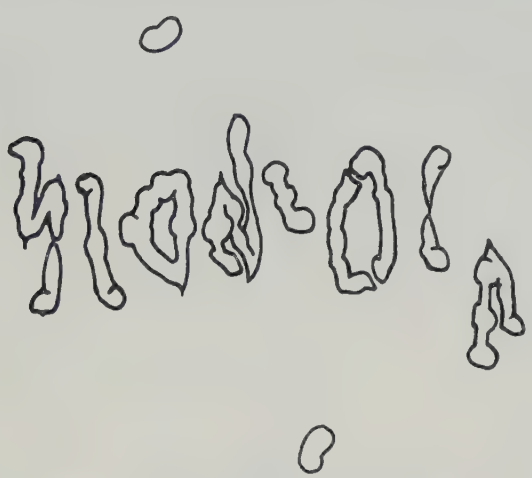


FIG. 14. — *Amphidiploïde* Lolium perenne × Festuca pratensis (*LF* 16 4*n*)
Métaphase I (2 000 ×)

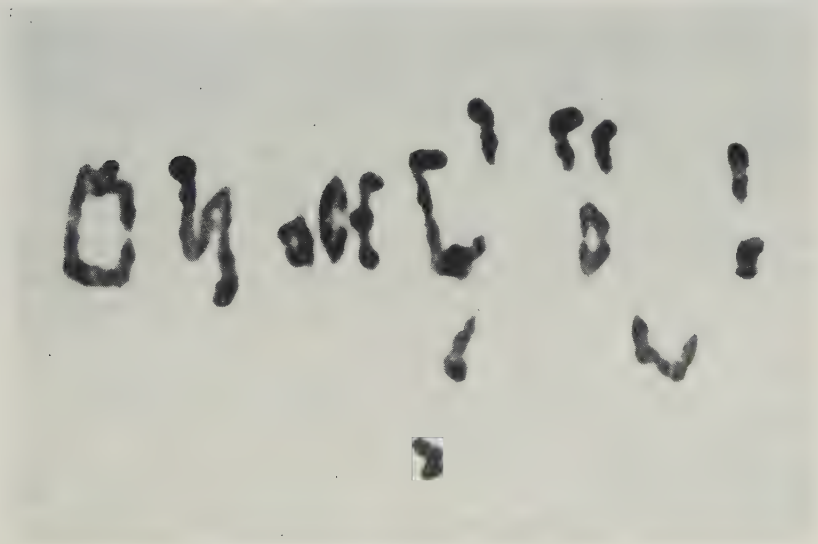


FIG. 15. — *Amphidiploïde* Lolium perenne × Festuca pratensis (*LF* 16 4*n*)
Fin de métaphase I (2 000 ×)

TABLEAU 14

Ponts de chromatine observés en division hétérotypique

	Nombre de cellules observées	Ponts avec fragment		Ponts sans fragment	
		Nb. cell.	(%)	Nb. cell.	(%)
L. perenne					
L 13	51	—	—	1	2,0
(L 29) — 1	122	1	0,8	1	0,8
— 2	151	—	—	10	6,6
— 3	110	—	—	2	1,8
— 4	80	—	—	7	8,7
— 16	167	—	—	3	1,8
— 18	81	—	—	7	8,7
— 20	40	—	—	2	5,0
— 21	105	5	4,8	1	0,9
— 22	95	—	—	2	2,1
L 29 — 9	109	1	0,9	—	—
— 11	139	1	0,7	—	—
S 52	457	—	—	9	2,0
(S 52) — 3	> 100	1	ε	—	—
— 8	50	—	—	1	2,0
— 11	51	—	—	6	12,0
S 52 — 2	50	—	—	1	2,0
— 3	73	—	—	1	1,5
— 6	58	—	—	8	13,8
— 7	51	—	—	1	2,0
— 8	51	—	—	1	2,0
S 42	143	—	—	1	0,7
(S 42) — 1	51	—	—	1	2,0
— 26	50	1	2,0	—	—
S 42 — 2	84	—	—	3	3,6
— 3	78	—	—	2	2,6
I-M II — 6	51	1	2,0	—	—
Mt XV — 8	102	1	1,0	—	—
+ 52 plantes n'ayant présenté aucun pont					
F. pratensis					
(M 115) — 2	60	—	—	1	1,7
— 3	100	—	—	17	17,0
— 18	50	1	2,0	1	2,0
M 115 — 2	113	—	—	1	0,9
— 4	58	1	1,9	—	—
— 6	87	—	—	2	2,3
— 8	67	—	—	1	1,5
(R 13) — 1	103	—	—	2	1,9
— 2	117	—	—	2	1,9
— 4	50	—	—	2	4,0
— 5	50	—	—	2	4,0
+ 10 plantes n'ayant présenté aucun pont					
F_1 *L. per.* × *F. prat.*					
LF 15	414	5	1,2	11	2,6
LF 16	454	3	0,7	9	2,0
LF 17	61	—	—	1	1,7
LF 18	76	9	11,9	3	4,0
LF 19	121	1	0,8	1	0,8

C. — Autres caractéristiques de méiose

La différenciation chromosomique entre espèces se réalise fréquemment par des remaniements tels que les inversions et les translocations. Lorsque ces remaniements sont petits et nombreux, les rapports entre chromosomes peuvent se trouver modifiés seulement dans les fréquences d'appariements. Cette possibilité, exprimée par Darlington (1937 *a*, p. 198-199), Dobzhansky (1941, p. 328), Stebbins déjà cité, semble d'après ce que nous avons observé *supra*, devoir être éliminée, en tant que processus généralisé à l'ensemble des chromosomes, des processus de différenciation de *Lolium perenne* et *Festuca pratensis*. Mais la différenciation chromosomique peut aussi

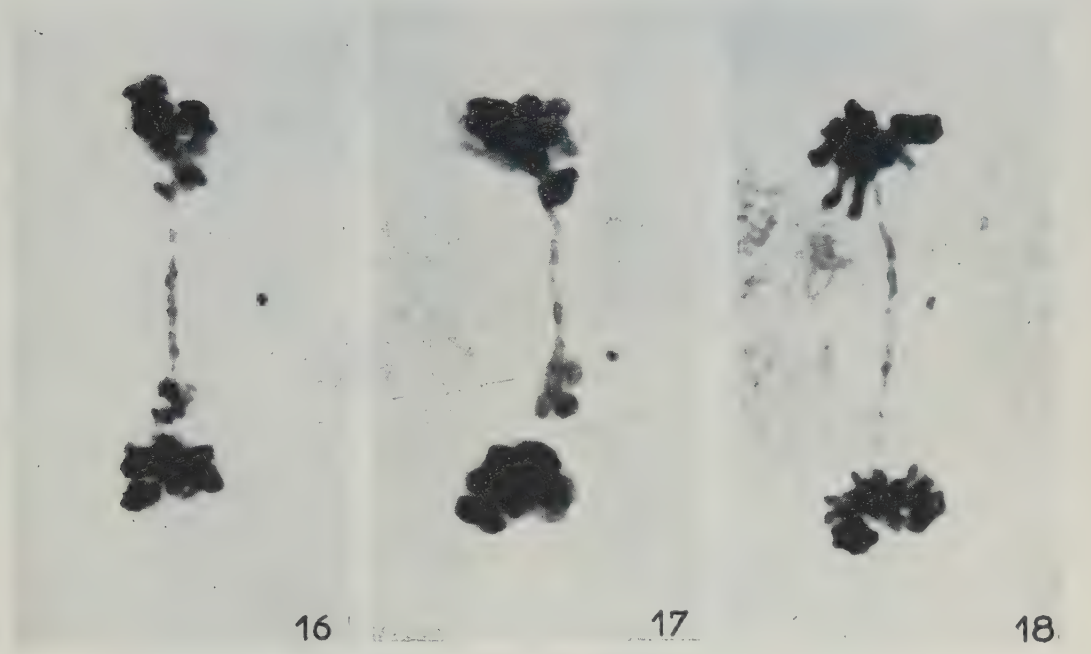


Fig. 16–17–18. — *Ponts d'inversion chez* Lolium perenne *L* 29-27, Festuca pratensis *M* 115-4 *et l'hybride* F_1 *LF* 15 (2 000 ×)

correspondre à des remaniements concernant des fragments importants de chromosomes et se traduire alors par des aberrations méiotiques aisément reconnaissables : ponts de chromatine accompagnés de fragments ou formation de chaines de chromosomes suivant les cas.

Sur l'ensemble des hybrides F_1 et des parents diploïdes, *aucune caténation* ne s'est manifestée. Par contre, les *ponts d'inversion* ne sont pas rares chez les parents et ont été observés sur 4 des 5 hybrides analysés (tableau 14,) mais leur absence chez LF 17 peut n'être qu'apparente en raison du faible nombre de cellules étudiées dans ce cas. 86 plantes des espèces parentes ont été analysées à cet égard et 10 d'entre elles présentent une fréquence de ponts accompagnés de fragments (figures 16, 17, 18) allant de l'apparition d'un cas exceptionnel hors fréquences à 4,8 pour 100 cellules. Afin de confirmer l'existence d'une telle fréquence d'inversions dans les espèces

parentes, nous avons prélevé au hasard 5 plantes de chacune de 3 populations naturelles françaises originaires de Montmaur (Hautes-Alpes), Mornant (Rhône) et Ivry en Montagne (Côte d'Or), et nous avons relevé une inversion caractérisée chez une plante de chacune de ces deux dernières localités (IM II-6 et Mt XV-8).

Chez les hybrides LF 15, LF 16, LF 17, LF 18 et LF 19, les fréquences de ponts accompagnés de fragments sont respectivement de 1,2 p. 100, 0,7 p. 100, 0 p. 100, 11,9 p. 100 et 0,8 p. 100.

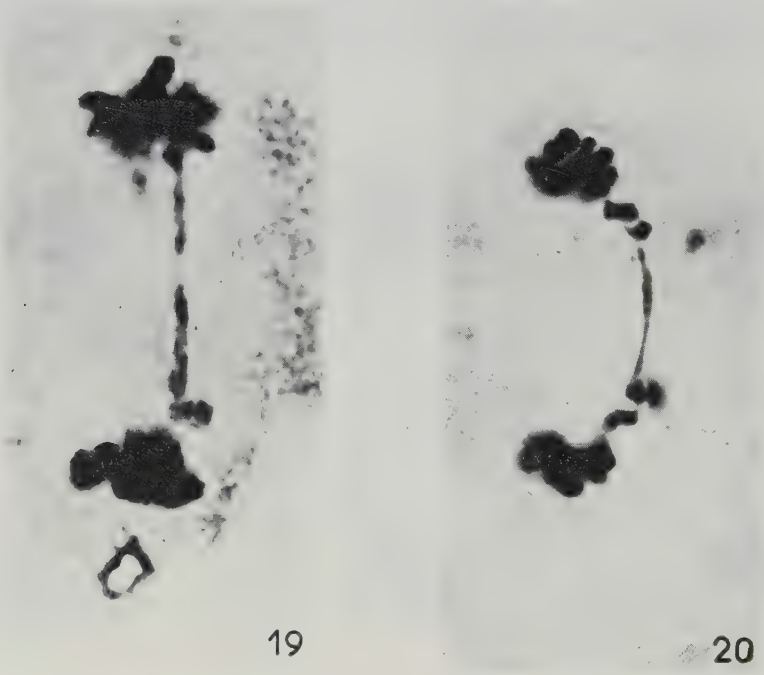


FIG. 19-20. — *Ponts sans fragments chez* Lolium perenne *(L 29)-34 et L 29-24* (2 000 ×).

Mais de nombreuses formations de ponts sans fragments ont aussi été observées tant chez les hybrides que chez les espèces parentes et il semble que ces formations diffèrent dans ces deux catégories de plantes.

Dans les espèces, les ponts de chromatine présentent une structure relativement uniforme (figures 19, 20) qui les apparente aux ponts d'inversion et que ne possèdent pas ceux que nous avons pu observer chez les hybrides (figures 21, 22, 23) où, par contre, la partie médiane du filament chromatinique étiré comporte une masse chromosomique importante. Tout se passe comme si ces ponts résultaient, dans le premier type, de l'étirement d'un chromosome dicentrique ou de deux chromosomes associés par leur extrémité, et dans le deuxième type, de l'étirement de deux chromosomes associés de façon médiane ou sub-terminale par suite d'un *arrêt de la terminalisation* (figure 25). Cette inhibition pourrait se résoudre dans certains cas par un simple *décrochage interstitiel* des partenaires, comme dans le cas de la figure 24, mais aussi peut-être par une *rupture* (figure 26).

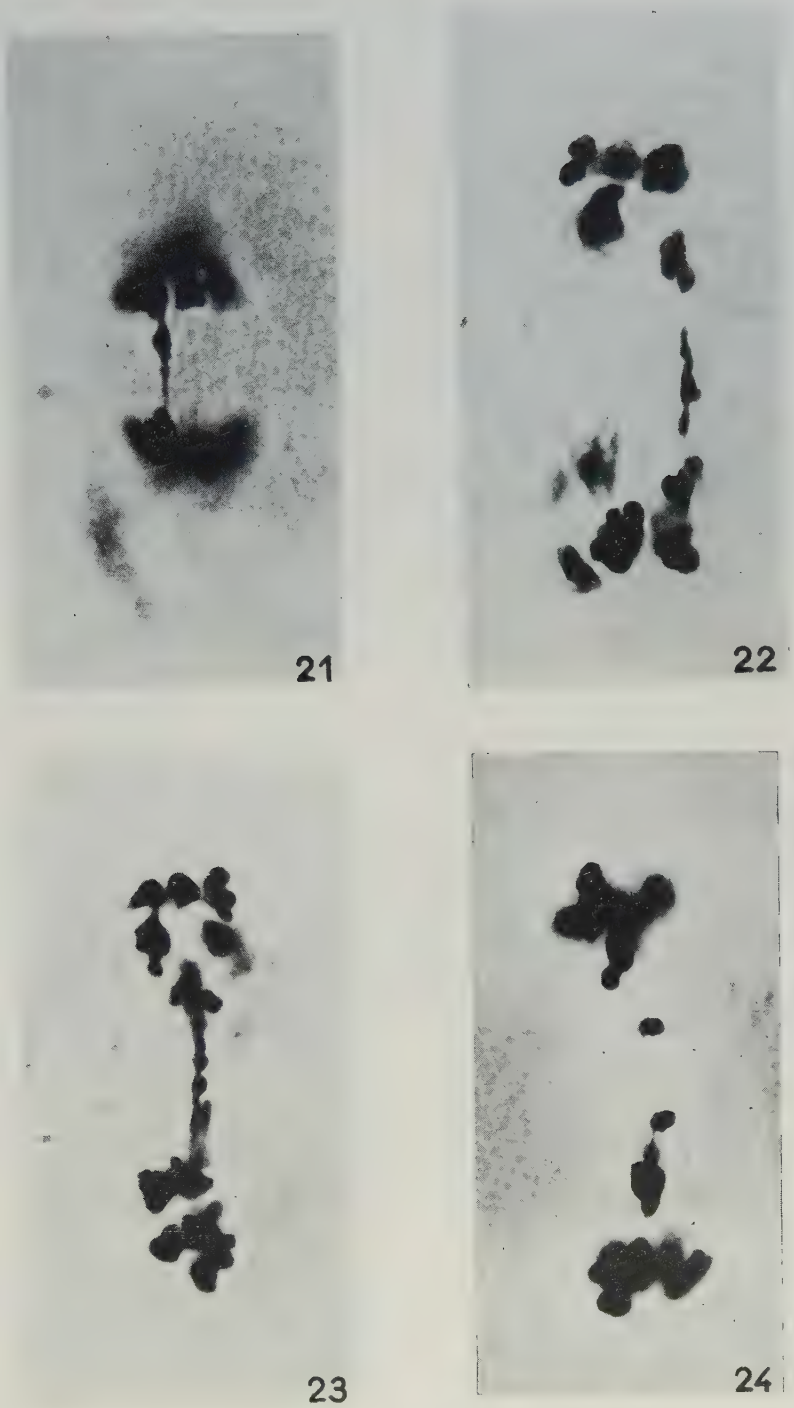


FIG. 21–22–23–24. — *Ponts sans fragments chez l'hybride* F_1 *LF* 15 (2 000 ×)

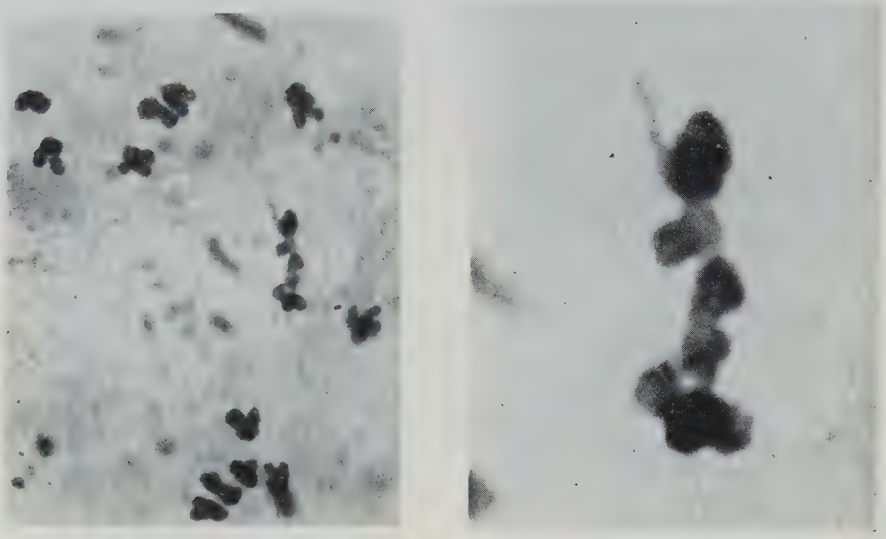


FIG. 25. — *Anaphase I avec deux chromosomes non disjoints chez l'hybride* F_1 *LF* 16 (1 250 *et* 4 200 ×)

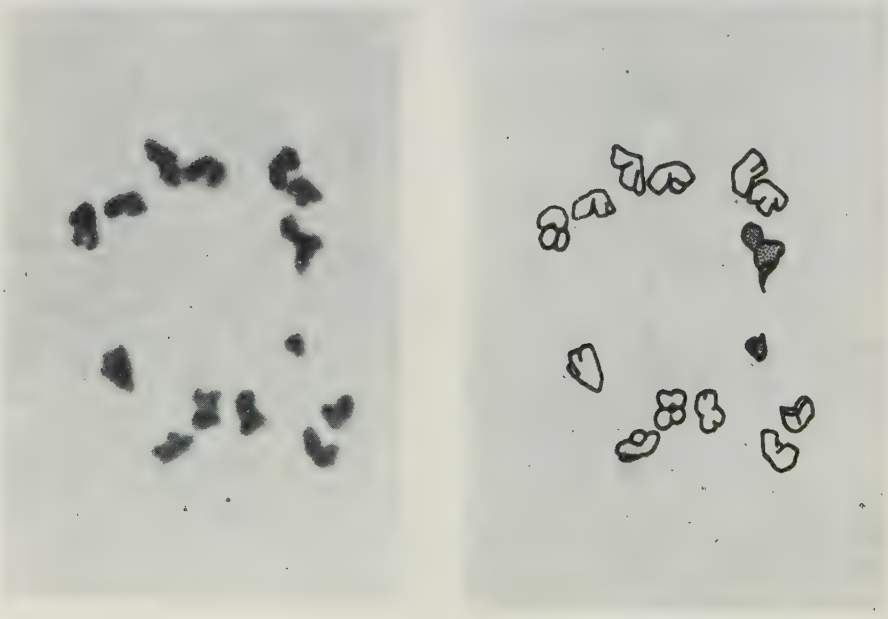
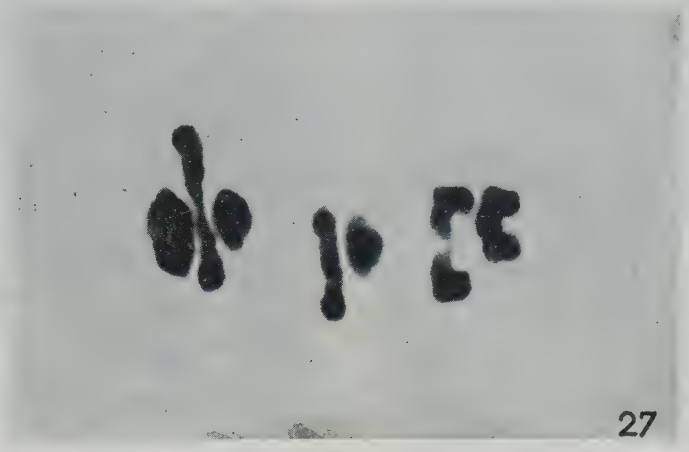


FIG. 26. — *Anaphase I avec rupture de chromosome chez l'hybride* F_1 *LF* 16 (2 000 ×)

Si ces ponts ont été observés chez tous les hybrides F_1, leur fréquence d'apparition dans les plantes est faible (0,8 à 4 pour 100 cellules), bien que les chiasmas interstitiels soient fréquents en métaphase contrairement aux observations faites chez les parents (figures 27, 28, 29). Nous remarquerons aussi que, malgré la fréquence de plantes présentant des ponts sans fragments dans les familles parentes leur présence n'a pu être mise en évidence dans les 15 plantes des populations naturelles signalées plus haut.



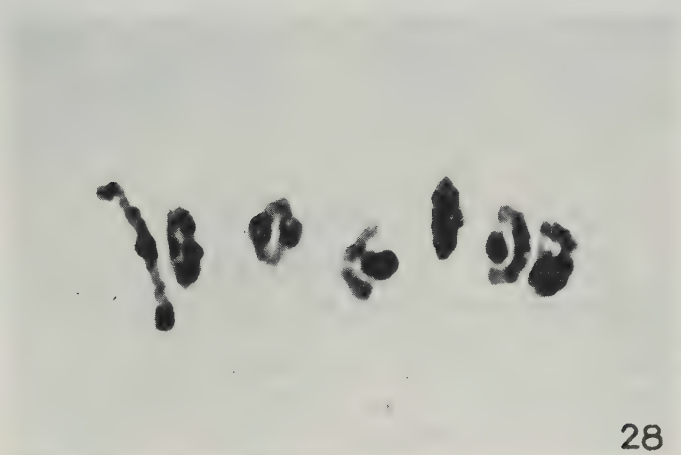


Fig. 27-28. — *Métaphases I chez* Lolium perenne (L 29)-25 *et l'hybride* F_1 *LF* 15. *Noter la terminalisation plus complète du* Lolium (2 000 ×)

D'autres anomalies de méiose ont été relevées dans quelques plantes issues d'autofécondation : *misdivisions* d'univalents en anaphase I ou de descendants d'univalents en anaphase II ; *plasmodes* chez la Fétuque (M 115)-3 ; cellules-mères de pollen *tétraploïdes* chez les Fétuques (M 115)-1 et (R 13)-2 (respectivement 2 anaphases et une métaphase hétérotypiques). De telles tendances de doublement chromosomique ne semblent pas exceptionnelles dans ce matériel, même chez les *Lolium*

où la différenciation spécifique s'est réalisée exclusivement au niveau diploïde. C'est ainsi que *Lolium perenne* S 42 forme assez régulièrement des cellules mâles non réduites (figures 30, 31) et que nous avons découvert dans nos pépinières un *Lolium* 4*n* et un *Festuca pratensis* mixoploïde.

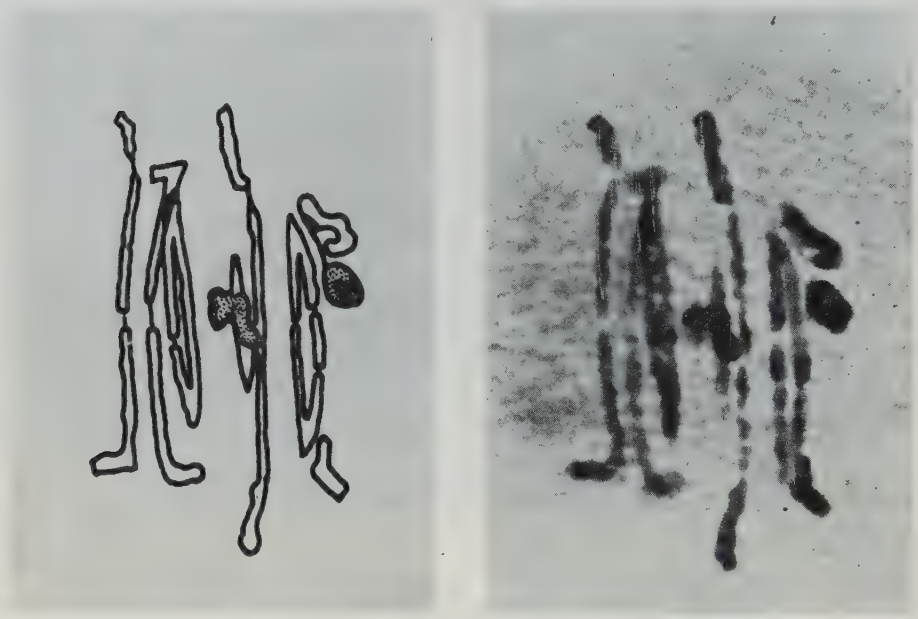


FIG. 29. — *Fin de métaphase I chez l'hybride LF* 18. *Les chromosomes sont anormalement étirés dans un cytoplasme non altéré par l'écrasement inhérent à la technique de préparation. Deux chiasmas proximaux n'ont pas terminalisé et à l'un d'eux correspond une rupture du chromosome* (2 000 ×).

D. — La signification possible des ponts sans fragments

Les ponts sans fragments observés ici dans les espèces parentes diffèrent assez nettement sur le plan morphologique de ceux que forment les hybrides pour autoriser deux tentatives distinctes d'explication.

1° Dans les espèces, les ponts sans et avec fragments sont étroitement semblables et peuvent être rapprochés des formations analogues décrites ou observées dans des espèces très différentes par un certain nombre d'auteurs : *Tradescantia* (DARLINGTON 1937 *b*), *Secale* haploïde (LEVAN 1942), *Crepis* hybrides (TOGBY 1943), *Triticum vulgare* descendants de plantes irradiées (Mc KEY 1954), *Hordeum vulgare* (DOMMERGUES, communication personnelle). Mis à part le cas des *Triticum* et des *Secale* cù les ponts sans fragments pourraient provenir d'une inhibition terminale ou sub-terminale de la terminalisation, il semble que soit tout à fait valable l'hypothèse formulée par DARLINGTON (1937 *b*) d'un masquage apparent ou réel du fragment formé à la suite d'un crossing-over dans une boucle d'inversion paracentrique : masquage apparent résultant de la petitesse extrême du fragment ou juxtaposition, avec ou sans association, du fragment et du pont ou d'un chromosome. De telles causes ont été illustrées par TOGBY (1943) sur un matériel particulièrement bien étudié et favorable.

2° On retrouve des formations semblables aux ponts sans fragments des hybrides *L. perenne* × *F. pratensis* dans des figures d'anaphases représentées par certains auteurs travaillant sur du matériel végétal ou animal terminalisant peu ou pas jusqu'en métaphase (par ex. LARTER 1932 sur *Ranunculus Ficaria*, KOLLER et DARLINGTON 1934 sur *Rattus norvegicus*), ainsi que dans des hybrides entre variétés éloignées d'*Oryza sativa* (HSIEH et OKA 1958, YAO, HENDERSON et JODON, 1958).

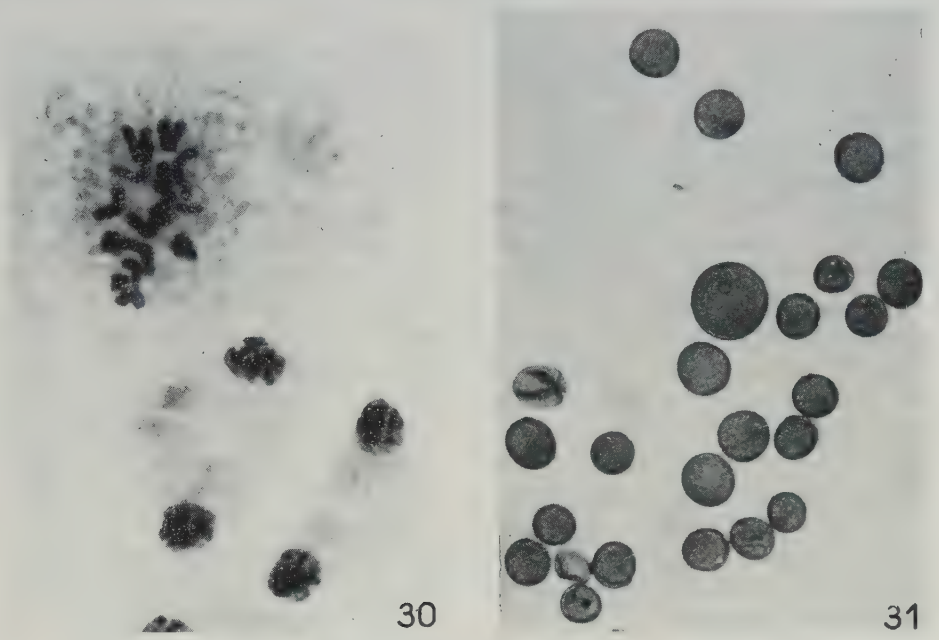


FIG. 30–31. — *Deux aspects de la non-réduction chromosomique chez* Lolium perenne *S* 42. (970 et 195 ×)

Deux hypothèses sont alors possibles :

a) La mauvaise terminalisation des chiasmas observables en métaphase et la formation des ponts sans fragments résultent exclusivement d'un ralentissement des processus de terminalisation : terminalisation de faible amplitude jusqu'en métaphase, puis disproportion des vitesses de séparation anaphasique des chromosomes et de terminalisation. La cause d'un tel processus peut être génétique, comme ce serait le cas pour les espèces à faible terminalisation et peut-être aussi pour les hybrides, lorsque de tels phénomènes ne se produisent pas chez les parents. Mais on peut aussi mettre en cause chez les hybrides une action localisée résultant de remaniements différentiels des chromosomes parentaux, ces remaniements hétérozygotes provoquant soit une réduction des forces de répulsion prophasiques entre chromosomes appariés, soit, comme le postule Mc KEY (1954) un accroissement des forces de friction, soit les deux. Or, d'après les analyses métaphasiques $2n$ et $4n$ exposées plus haut, de tels segments différentiels ne pourraient qu'être de dimensions très réduites et en nombre restreint, par conséquent strictement localisés.

Si l'on admet dans le cadre des théories de DARLINGTON (1937 *a*), l'hypothèse

de la réduction des forces de répulsion, la localisation des segments différentiels doit être sub-centromérique pour des raisons d'efficacité. Une telle localisation s'impose aussi si l'on admet l'hypothèse de l'accroissement des forces de friction en raison de la position proximale fréquente des chiasmas observés. Ces deux interprétations ne sont donc pas incompatibles et les causes invoquées peuvent même se renforcer tout en restant conformes aux faits avancés par MARQUARDT (1948) sur *Oenothera Hookeri* et selon lesquels le glissement centrifuge des chiasmas n'est pas arrêté entre segments non homologues.

b) En 1929 et 1931, travaillant sur *Tradescantia* et sur *Oenothera biennis*, DARLINGTON avance que toute supression d'homologie entre chromosomes appariés entraîne un arrêt de la terminalisation, d'où présence de chiasmas interstitiels en métaphase hétérotypique chez un organisme où la terminalisation totale est la règle, et formation de ponts sans fragments en anaphase I.

En raison de la fréquence beaucoup plus forte de chiasmas interstitiels en métaphase que de ponts d'anaphase dans notre matériel, la deuxième hypothèse doit admettre l'existence de deux processus distincts. D'abord un processus de ralentissement de la terminalisation expliquant la conservation des chiasmas interstitiels métaphasiques et qui ramène à l'hypothèse première. Ensuite, un mécanisme d'arrêt de la terminalisation dû à l'existence de segments chromosomiques différentiels et dont la faible fréquence ne pourrait résulter que d'une localisation suffisamment proche du centromère pour qu'un chiasma ne se réalise qu'exceptionnellement en amont, et correspondant en fait à une distance inférieure à la distance différentielle de MATHER (1936, 1937, 1940).

En réalité, cette deuxième hypothèse est basée sur les seules observations de DARLINGTON (l. c.) et les faits qu'il invoque pourraient aussi bien s'expliquer dans le cadre de la première hypothèse tout en tenant compte des caractéristiques particulières du genre *Oenothera*.

Mais, quelle que soit la valeur relative de nos deux hypothèses, un fait essentiel demeure : *si la cause de ces phénomènes de non-terminalisation est structurale*, les segments différentiels doivent être en position proximale et l'absence d'appariement différentiel serait alors attribuable à un appariement primaire indéterminé ou plus probablement proterminal comme il serait de règle chez *Secale cereale* (LAMM 1936, LEVAN 1942).

Conclusion

De l'étude qui précède, nous pouvons tirer les points essentiels suivants qui caractérisent les relations chromosomiques de *Lolium perenne* et *Festuca pratensis*.

1° La probabilité d'appariement des chromosomes de l'hybride F_1 est légèrement mais significativement plus faible que celle des espèces parentes.

2° Cette légère asyndèse ($p = 0{,}968$ contre 0,993) ne semblerait pas due à des différences de structure des chromosomes parentaux étant donné que la méiose amphidiploïde ne présente aucun appariement différentiel perceptible et que cette asyndèse s'y manifeste encore.

3° Les intensités de liaisons, exprimées par le paramètre l (rapport des bivalents en anneaux au nombre total de bivalents) sont légèrement supérieures, mais non signi-

ficativement différentes de celles des parents. On peut en conclure à l'absence d'obstacles importants à la formation des chiasmas entre chromosomes appariés.

4° Il est possible qu'une petite inversion paracentrique différencie les génomes des deux espèces. Mais en raison de la fréquence de ces remaniements dans les espèces parentes, ce point reste à confirmer par l'étude de nouveaux hybrides.

5° Une fréquence faible mais constante d'arrêts de terminalisation a été observée chez les hybrides. Ces arrêts de terminalisation pourraient correspondre à l'existence de petits segments différentiels situés en position proximale sur une ou plusieurs paires de chromosomes.

V. LA FERTILITÉ DES PARENTS ET DES HYBRIDES F_1

D'une façon générale, l'importance biologique de la fertilité provient de ce qu'elle conditionne pour une bonne part l'aptitude de l'individu à imposer sa descendance, c'est-à-dire ses propres caractéristiques héréditaires, à la population dont il fait partie. Ceci correspond très exactement au problème fondamental qui nous préoccupe et qui est de savoir dans quelle mesure les hybridations entre *Lolium perenne* et *Festuca pratensis* sont suceptibles d'intervenir dans l'évolution de ces deux espèces, soit dans les conditions naturelles, soit dans un programme d'amélioration des plantes.

Dans les conditions naturelles, ceci revient à apprécier en premier lieu la fréquence de réalisation des hybrides et leur fertilité, facteurs essentiels de l'introgression. Dans les conditions imposées par le sélectionneur, l'aptitude à l'hybridation initiale du fait qu'elle n'est pas nulle prend une place secondaire dans le problème posé en raison de la pérennité de ces plantes et la fertilité de l'hybride y devient prépondérante.

Fertilité pollinique et fertilité femelle sont les deux aspects complémentaires de cette caractéristique évolutive. Ils seront abordés successivement dans le présent chapitre, sans négliger pour autant leurs relations possibles, dans et entre les espèces parentes ainsi que chez les hybrides F_1.

A. — Fertilités polliniques

1. Précision et constance des mesures

Les fertilités polliniques ont été établies sur préparations colorées suivant la technique indiquée au chapitre II.

Les principales causes de variations susceptibles de modifier les pourcentages de bon pollen considérés comme des caractéristiques individuelles de plantes, sont, pour le matériel étudié ici :

1° Les erreurs d'échantillonnage sur la population de pollen représentée par un prélèvement ;

2° les variations entre prélèvements effectués à l'intérieur d'un clone, ou pour une même plante, pour une seule date de prélèvement ;

3° des dates de prélèvements différentes au cours d'une même période de floraison ; ou

4° entre années.

Les indications suivantes ne représentent qu'une analyse restreinte de ces causes de variation, mais sont toutefois susceptibles d'autoriser une estimation du degré de confiance à accorder aux différents pourcentages de fertilité pollinique obtenus pour l'ensemble des plantes de notre matériel.

Un premier sondage a été réalisé à la même date, sur trois clones : *Lolium perenne* S 42, *Festuca pratensis* R 13 et F_1 LF 15 : sur trois plantes différentes de chaque clone ont été effectués trois prélèvements de pollen. Les dénombrements ont donné les chiffres suivants (Antibes 1959) :

S 42	68	66	67
R 13	91	92	91
LF 15	1,6	1,3	0

On remarque la grande stabilité des valeurs obtenues pour les deux premiers clones et, si la variation relevée chez LF 15 est faible en valeur absolue, le passage d'une fertilité si faible soit-elle à une stérilité totale manifeste un hiatus important. Il est intéressant de noter qu'à cet égard le comportement de LF 15 sur plusieurs années est analogue à celui observé sur ces prélèvements simultanés (tableau 15).

TABLEAU 15

Variations annuelles de la fertilité pollinique

	1954	1956	1957	1958	1959	1960	Σ	$\bar{x}$
L 29	73	68	56	28	73	43	341	56,83
S 42	79	74	70	47	67	48	385	64,17
S 52	83	94	90	84	70	95	516	86,00
(L 29) — 5 *4n*	78	91	26	—	—	—	195	65,00
LF 15	0,3	1,1	0	—	0	—	1,4	0,35
LF 16	0,3	5,8	2,0	0,5	1,6	—	10,2	2,04
LF 16 *4n*	—	57	25	21	—	55	158	39,50

Le tableau 15 donne un aperçu des variations qu'il est possible d'enregistrer entre années sur la fertilité pollinique de clones apparemment stables par ailleurs. Ces variations sont habituellement importantes et peuvent même dans certain cas aller du simple au double et même davantage, en balayant une partie importante de l'échelle des pourcentages. Malgré les quelques lacunes du tableau, un effet « Années » semble assez nettement indiqué en 1956 et 1958 où les fertilités sont dans leur ensemble élevées et réduites, respectivement. Par ailleurs, il existe vraisemblablement aussi, une interaction « Plantes × Années » qui se manifeste par exemple dans la succession des variations annuelles relevées pour S 42 et S 52.

Le tableau 16 récapitule l'ensemble des données recueillies sur 11 clones dont les fertilités polliniques ont été déterminées à partir de deux prélèvements effectués à 10 jours d'intervalle et sur chacun desquels trois dénombrements indépendants ont été faits.

Du tableau d'analyse de la variance obtenu à partir de cet essai, on peut tirer les conclusions suivantes :

1° l'effet « Date de prélèvement » comparé à la variation due aux dénombrements eux-mêmes (résiduelle) n'est pas significatif pour l'ensemble des plantes.

2° il existe cependant une interaction significative « Date × Plantes », ce qui autorise à penser que l'effet « Date de prélèvement » peut intervenir pour modifier significativement la valeur pollinique dans le cas de certaines plantes. Entrent dans cette catégorie, outre *L. perenne* S 42, les deux souches tétraploïdes analysées.

TABLEAU 16

Fertilités polliniques dans une même année. 2 dates de prélèvement espacées de 10 jours, 1957
3 comptages de 400 à 500 GP

	Prélèvements A			X_{DP}	$\bar{x}_{DP}$	Prélèvements B			X_{DP}	$\bar{x}_{DP}$	X_P	$\bar{x}_P$
L 13	86	91	91	268	89,333	92	93	86	271	90,333	539	89,833
L 29	67	65	59	191	63,666	62	55	60	177	59,000	368	61,333
(L 29) — 5 4n	42	33	33	108	36,000	41	56	48	145	48,333	253	42,166
(L 29) — 9	93	94	95	282	94,000	95	91	91	277	92,333	559	93,166
S 42	64	66	69	199	66,333	74	77	73	224	74,666	423	70,500
S 52	94	94	94	282	94,000	95	96	95	286	95,333	568	94,666
(S 52) — 4	90	91	92	273	91,000	91	90	88	269	89,666	542	90,333
(S 52) — 6	94	95	97	286	95,333	95	95	96	286	95,333	572	95,333
M 115	93	95	95	283	94,333	92	94	94	280	93,333	563	93,833
M 160	45	41	43	129	43,000	46	42	48	136	45,333	265	44,166
LF 16 4n	36	37	31	104	34,666	24	24	24	72	24,000	176	29,333
X_D	2 405					2 423					4 828 = X	
$\bar{x}_D$	72,878					73,424					$\bar{x}$ = 73,151	

Origine de la variation	Somme des carrés	Degrés lib.	Variance	F		$s_{\bar{x}}$
Effet principal						
Date de prélèvement	4,914	1	4,914	1,72	NS	2,21
Plante	37 342,622	10	3.734,262	439,99	S	61,10
Interaction Date-Plante	552,005	10	55,200	6,50	S	7,42
Résiduelle	373,431	44	8,487	—		2,91
Totale	38 272,972	65	588,814	—		

3° l'erreur inhérente aux dénombrements eux-mêmes est relativement faible : l'écart-type obtenu pour les pourcentages est en effet de 2,91. On peut donc admettre que la valeur obtenue pour chaque dénombrement est valable à 6 p. 100 près.

En résumé, on peut considérer que l'erreur commise en calculant les pourcentages de fertilité pollinique d'une plante sur 400 à 500 grains d'un seul prélèvement est négligeable par rapport à l'effet « Année de prélèvement ».

2. Relations entre la fertilité pollinique et la déhiscence staminale

Si la fertilité pollinique se trouve être l'expression génétique la plus importante de la fertilité mâle, celle-ci se manifeste extérieurement par la déhiscence des étamines. Nous avons vu (chapitre II) que la déhiscence staminale n'est pas un phénomène de tout-ou-rien et qu'en fait, nous avons été amené à considérer six classes de déhiscence. Une telle gradation de ce phénomène pouvait laisser supposer que des relations assez étroites étaient susceptibles d'unir ce caractère à la fertilité pollinique et c'est ce que nous avons essayé de préciser dans ce paragraphe.

Une seule famille des espèces parentes présente une variation suffisante des fertilités mâles pour permettre une telle étude (L 29), c'est pourquoi nous avons aussi considéré ici trois autres familles sur lesquelles nous reviendrons plus loin et qui correspondent à des générations postérieures à la F_1.

Le tableau 17 indique les résultats obtenus : les quatre premières tables de corrélation montrent les liaisons existant à l'intérieur des quatre familles étudiées, l'ensemble des données étant regroupé dans la dernière table. Ont été portées en abscisses les classes de déhiscence (chapitre II) et en ordonnées les fertilités polliniques correspondantes. Chaque couple de mesures correspond aux observations d'une même année.

TABLEAU 17

Liaison Fertilité pollinique — Déhiscence staminale

> 70 % ..	*Lolium perenne*					1	Famille R_1L					1				6	Famille R_1L					13
60-69	Famille L 29					2	(LF 15 × L 29)				3	3	(LF 16 × S 52)									3
50-59						3				1		1								1		2
40-49												3										6
30-39						2				1		5										
20-29										1		3										
10-19		1				1		3		3	2	3		1						1		1
1-9		2		1				1	1		1	1								1		
< 1 % ...		7	2					8														
	0	1	2	3	4	5	0	1	2	3	4	5	0	1	2	3	4	5				
> 70 % ..	Famille $R_1L \times R_1L$					2	Récapitulation			1		22	En ordonnées, les fertilités polliniques exprimées en pourcentages de pollen apparemment normal ; en abcisses, les classes de déhiscence staminale. (0 = étamines vides, 1 = étamines indéhiscentes, 5 = déhiscence complète).											
60-69	[(15 × 42) -4 ×					2					3	10										
50-59	(15 × 42) -3]			1		1				2	1	7										
40-49						1						10										
30-39					1	6				1	1	13										
20-29				1	4	2				2	4	5										
10-19		4		2	3	4		9		5	6	9										
1-9		2	5	3	2			5	6	4	4											
< 1 % ...	5	10	1	2			5	25	3	2												

Il apparaît nettement que les distributions sont très voisines dans ces familles d'origines génétiques différentes et que par conséquent le mécanisme qui relie les deux caractères est probablement identique dans l'ensemble du matériel représenté ici qui couvre les générations F_0, F_2 et F_3 des hybrides *Lolium perenne* ♀ × *Festuca pratensis* ♂. La F_1 se situe régulièrement dans la classe de déhiscence 1 avec des fertilités polliniques allant de 0 à quelques unités pour 100.

Il ressort aussi de ces observations que fertilité pollinique et déhiscence staminale ne sont liées que d'une façon assez lâche qui rend assez aléatoire toute tentative d'apprécier un de ces caractères par l'autre. D'une façon globale, il est seulement possible d'affirmer que :

1° Une déhiscence parfaite des étamines est possible à partir de 10 p. 100 de pollen normalement constitué.

2° Des étamines parfaitement indéhiscentes peuvent renfermer jusqu'à 20 p. 100 de pollen apparemment viable.

Il est vraisemblable que les facteurs susceptibles d'influer sur la déhiscence staminale sont ici plus nombreux que dans d'autres matériels végétaux tels que les

hybrides de *Triticum* et *Agropyrum* étudiés par JOHNSON (1938). Cet auteur observe en effet que les étamines sont indéhiscentes pour des fertilités polliniques inférieures à 20 p. 100 et que la déhiscence est acquise pour des fertilités polliniques supérieures à

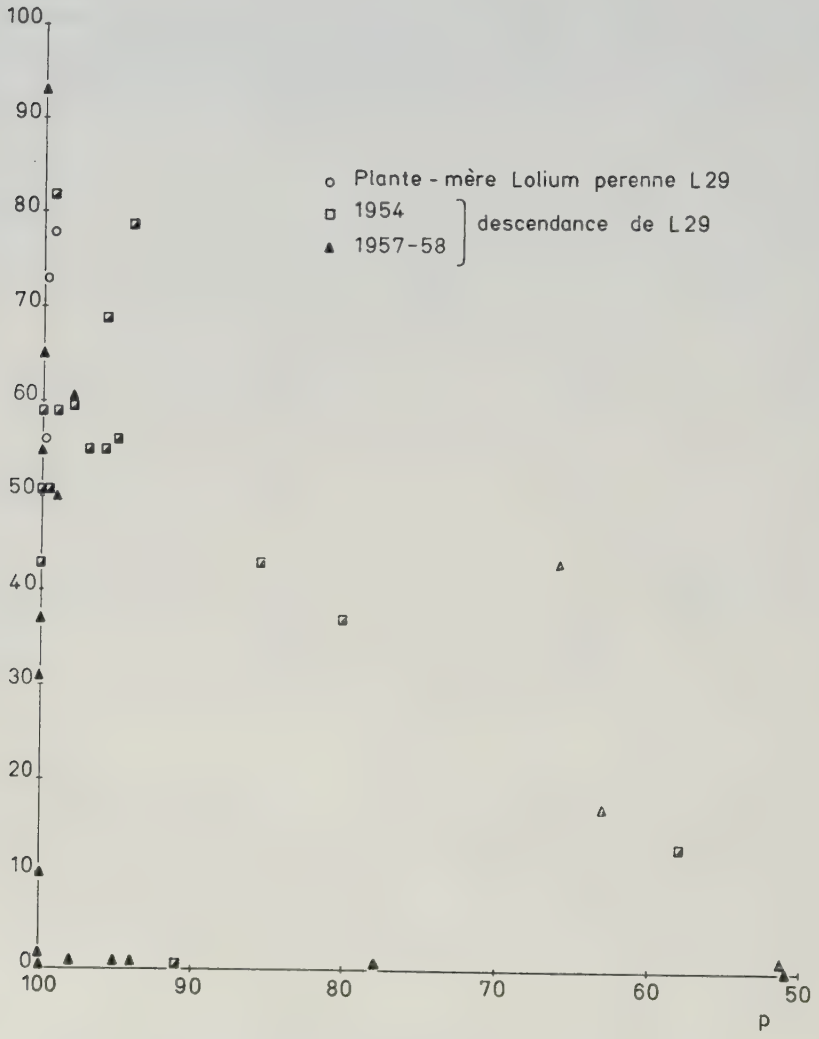


FIG. 32. — *Relations entre l'asyndèse et la fertilité pollinique dans la famille L 29. En ordonnées les fertilités polliniques ; en abscisses les valeurs de* p (*probabilités d'appariement en métaphase*)

30 p. 100. La liaison des deux caractères se trouve vraisemblablement altérée dans notre matériel par des caractères complémentaires tels que texture des enveloppes staminales et degré de remplissage des sacs polliniques, ce dernier caractère pouvant dépendre du nombre de grains de pollen formés ainsi que de leur taille.

3. Relations entre la fertilité pollinique et la méiose

Le graphique suivant (figure 32) montre les relations existant entre la fertilité pollinique et les associations métaphasiques à l'intérieur de la famille *Lolium perenne* L 29. Rappelons que p est le rapport du nombre de chromosomes appariés au nombre total des chromosomes. D'après ce graphique, on peut observer deux phénomènes distincts :

a) Un étalement des valeurs individuelles sur la totalité de l'axe des ordonnées à l'intérieur d'une bande correspondant à des valeurs de $p > 0{,}95$. Cette partie de la population de mesures correspond donc à une variation de la fertilité pollinique comprise entre 0 et 93 p. 100, indépendante des fréquences d'associations chromoso miques. Les phénomènes de stérilité observés à ce niveau sont donc sous la dépendance de facteurs géniques.

b) Une droite de régression nettement dessinée qui s'amorce aux environs du point d'ordonnées 60 p. 100 et qui atteint la stérilité pollinique totale au point d'abscisse $p = 0{,}50$. Il ressort donc que l'influence du taux d'appariement chromosomique ne se manifeste sur la fertilité pollinique que lorsque la proportion d'univalents atteint 5 p. 100, et qu'une relation directe unit les deux caractères de telle façon qu'à un taux d'asyndèse de 50 p. 100 correspond une stérilité pollinique totale.

Sur un plan très général, on peut donc considérer que les méioses sont « normales » lorsque le taux d'univalents ne dépase pas 5 p. 100, ce qui revient à dire qu'une telle proportion maximum d'univalents n'a pas de répercussion sensible sur la fertilité de l'individu bien que sa descendance puisse présenter une certaine proportion de mono- ou de trisomiques.

Sur le plan précis de cette publication, il convient de remarquer que l'existence ainsi démontrée de gènes de stérilité d'une part, d'asyndèse d'autre part, dans le patrimoine héréditaire de L 29 (déjà évidents d'après le tableau 10) doit entraîner chez ses descendants hybrides l'existence de telles aberrations. Ces aberrations se superposeront à celles susceptibles de résulter de l'état d'hybridité interspécifique avec lesquelles elles ne devront pas être confondues.

4. Valeurs obtenues

En ce qui concerne les **parents**, le tableau 18 rappelle les valeurs moyennes et les écarts extrêmes relevés soit entre années pour des clones parentaux directs, soit entre plantes pour les descendants obtenus en autofécondation (AA) ou en fécondation libre (FL). Ces valeurs, déjà indiquées dans le tableau 10 pour une confrontation avec les caractéristiques de méiose, sont ici explicitées par une répartition en classes de fertilités polliniques qui autorise quelques observations.

Tout d'abord, il convient de réserver une discussion particulière à la famille L 29 dans son ensemble. La souche parente L 29 manifeste une sensibilité particulière à l'effet « Années », telle que sa fertilité, au cours de 7 années d'observations, plafonne à 78 p. 100 et a pu atteindre une valeur minimum de 28 p. 100. L'existence démontrée *supra* de facteurs génétiques de stérilité d'une part, d'asyndèse d'autre part, se manifeste ici dans l'étalement des fertilités de la descendance. Mais, le phénomène le plus frappant exprimé dans ce tableau est la similitude des distributions des fertilités entre les fécondations libres et les autofécondations. Or, les précautions prises

au cours des manipulations et le contrôle rendu possible par les différences de grainage entre autofécondations et fécondations libres (du fait d'une très forte auto-incompatibilité de ce matériel dans son ensemble) rendent difficilement acceptables des possibilités d'erreur. On peut aussi noter que la plante L 29 manifeste directement l'existence d'une certaine stérilité sans que l'on puisse parler d'une dominance génétique totale en raison de l'apparition dans sa descendance de plantes beaucoup plus stériles qu'elle-même. Cependant, cette stérilité se retrouve dans la descendance obtenue à partir du croisement contrôlé avec S 42 dont les résultats sont indiqués au tableau 18 et pour lequel les valeurs de méiose sont extrêmement voisines de celles relevées pour L 29 FL (p = 0,994 et 0,993 ; l = 0,705 et 0,643 pour (L 29 × S 42) et L 29 FL respectivement). Mais la fertilité mâle du croisement contrôlé est très nettement supérieure à celle des L 29 FL. Il semble qu'ici l'on doive accuser la position occupée constamment dans nos pépinières par le clone L 29 dont la pollinisation aurait été assurée de manière prépondérante par sa descendance même, d'où l'analogie étroite observable entre les autofécondations et les fécondations libres. Cette vérification *a posteriori* ne modifiera cependant en rien nos conclusions, le fait essentiel demeurant la réduction générale de fertilité susceptible d'être apportée par les gamètes L 29.

TABLEAU 18

Fertilité pollinique des espèces parentes (AA = *autofécondé ; FL = en fécondation libre.*)

Plantes ou familles	Nombre d'individus	Classes polliniques en pourcentages									Moyennes
		< 1	1 à 9	10 à 19	20 à 29	30 à 39	40 à 49	50 à 59	60 à 69	⩾ 70	
L 29	1				1		1	1		4	57 (28 à 73)
L 29 AA...	18	4		2		1	2	4	2	3	43 (0,5 à 82)
L 29 FL ..	14	3	1	1		2	1	4	2		33 (0,5 à 65)
L 29 × S 42	9				1	1	1	1		5	62 (29 à 92)
S 52.....	1									7	85 (70 à 94)
S 52 AA ...	8									8	88 (70 à 95)
S 52 FL ...	7							1	1	5	79 (56 à 93)
M 115.....	1									2	89 (89, 90)
M 115 AA .	8								1	7	82 (60 à 97)
M 115 FL .	8									8	86 (75 à 93)
R 13	1									2	93 (93, 93)
R 13 AA ..	5								1	4	81 (69 à 93)
R 13 FL...	6					1				5	76 (33 à 95)

Le comportement des autres familles parentes n'appelle pas de commentaires : les fertilités sont bonnes mais on relève cependant l'existence occasionnelle de descendants à fertilité réduite. Dans l'ensemble, sur 45 plantes, deux seulement présentent une fertilité pollinique inférieure à 60 p. 100, limite dont une seule se détache nettement avec 33 p. 100 de bon pollen.

Les **hybrides F_1 2n** ont une fertilité pollinique presque nulle : les valeurs relevées sur les 5 clones étudiés oscillent autour de 1 p. 100 (tableau 10 et paragraphe A1 du présent chapitre) avec une valeur exceptionnellement élevée de 5,8 p. 100 en 1956 pour LF 16. Les étamines sont toujours indéhiscentes. Ces résultats s'accordent

parfaitement avec ceux qu'a obtenus REUSCH (1959 *a*) sur 8 hybrides d'ascendance maternelle *Lolium perenne* dont les fertilités polliniques s'échelonnent de 0,8 à 6,2 pour 100. Un hybride analogue obtenu par JENKIN et analysé par PETO (1933) présentait par contre une fertilité de 13 p. 100.

La fertilité pollinique des **amphidiploïdes,** sans être parfaitement normale devient suffisante, pour assurer la pollinisation en association avec une déhiscence staminale variable ; la déhiscence de ces étamines est en effet très sensible aux fluctuations thermiques et hygroscopiques de l'air, mais par belles journées chaudes et sèches, les anthères éclatent tout à fait normalement. La fertilité pollinique relevée pour LF 15 4*n* a été de 25 p. 100. en 1956. Ce clone est mort l'année qui a suivi son obtention, par incapacité à émettre de nouvelles racines malgré diverses tentatives de traitements comprenant l'utilisation de substances rhizogènes ou la culture en solution nutritive de HOAGLAND et ARNON. Les fertilités polliniques relevées pour LF 16 4n au cours d'années successives sont données au tableau 15 et correspondent à une fertilité moyenne de 39 p. 100.

B. — Fertilités femelles

1. Définition et méthodes de mesure : limitations

Même si l'on suppose un apport de pollen suffisamment régulier et abondant les estimations des fertilités femelles sont très imprécises et d'un abord très délicat. En effet, sur le plan génétique de la plante-mère, la fertilité femelle est la fertilité strictement ovulaire. Mais celle-ci se trouve être insaisissable directement. Or, s'il est admissible de l'assimiler au grainage (c'est-à-dire au rapport du nombre de graines formées au nombre de fleurs considéré) lorsqu'on a des raisons de penser que la létalité zygotique et embryonnaire est inexistante, il n'en est plus de même lorsqu'une mortalité quelconque se manifeste, ou est susceptible de se manifester entre la fécondation des ovules et la maturité des caryopses. Le grainage est alors la représentation globale de deux phénomènes totalement différents quant à leur signification : une mortalité gamétophytique fondée sur la nature et la répartition des facteurs nucléoplasmiques de la femelle, et une mortalité sporophytique résultant de la combinaison des apports mâle et femelle. Mais alors la mortalité sporophytique considérée est incomplète puisqu'une proportion notable de mortalité peut encore se manifester entre la germination et l'état adulte des plantes, c'est-à-dire pratiquement jusqu'au stade « tallage ». Ceci est d'autant plus significatif qu'un certain nombre de caryopses apparemment normaux peuvent ne pas comporter d'embryon. Le grainage ne marque donc qu'une étape fallacieuse dans le cours des manifestations de la fertilité femelle.

Par ailleurs, si l'on se place sur le plan de l'évolution, le facteur prépondérant devient non pas seulement la fertilité ovulaire, le grainage ou la proportion de plantes adultes, mais la fréquence de plantes adultes *fertiles*.

Nous avons donc essayé de serrer d'aussi près que possible les différentes étapes de cette fertilité, notamment en ce qui concerne les hybrides F_1 pour lesquels ces diverses manifestations de létalité sont particulièrement importantes.

2. Valeurs obtenues

Le tableau 19 récapitule l'ensemble des fertilités femelles recueillies sur les parents en fécondation libre ou en croisements interspécifiques contrôlés ainsi que sur les hybrides F_1 en recroisement par l'un ou l'autre des parents.

En vue d'une comparaison approximative des fertilités observées dans les hybridations initiales et des fertilités relevées dans les autres catégories de croisements, libres ou contrôlés, on peut admettre en moyenne l'existence de quatre fleurs fertilisables par épillet. En conséquence, les fertilités des hybridations initiales *Lolium perenne* ♀ × *Festuca pratensis* ♂, calculées d'après le nombre de fleurs castrées et pollinisées, peuvent être ramenées à une valeur de 6 caryopses pour 100 épillets. Cette fertilité est donc, *en l'absence de toute compétition pollinique*, environ 40 fois plus faible que celle des parents en fécondation libre, considérés comme témoins. Les pourcentages de germination sont extrêmement faibles (1,92 p. 100 contre 87 p. 100 chez les parents). Par contre, aucune mortalité ne s'est manifestée pour les plantules germées : les caryopses hybrides ont ou n'ont pas d'embryon, les embryons germent ou ne germent pas, mais lorsque la germination a lieu les jeunes plantes sont parfaitement viables.

Dans le sens *Festuca pratensis* ♀ × *Lolium perenne* ♂, les divers niveaux d'estimation de la fertilité femelle manifestent une réduction sensible par rapport aux niveaux équivalents du croisement inverse, et la fertilité-plantes tombe au quart de la valeur obtenue dans ce dernier cas. Il faut noter aussi que dans ce sens du croisement initial nous avons observé de nombreuses anomalies de développement de l'embryon correspondant soit à la prolifération d'une masse indifférenciée, soit à l'absence de racines ou de tigelle.

La fertilité-graines des hybrides F_1 issus de ♀ *Lolium*, en recroisement par les espèces parentes, reste très faible quoique supérieure à celle des croisements initiaux. Les différences de grainage que l'on constate entre les différentes plantes F_1 sont assez importantes. Les valeurs les plus sûres concernent les plantes LF 15 et LF 16, dont les fertilités ont été déterminées en isolements contrôlés où la pollinisation était excellente. Par contre, les fertilités des plantes LF 17, LF 18 et LF 19 ont été déterminées en fécondation libre dans une pépinière où la pollinisation pouvait être déficiente. Les valeurs obtenues n'ont pas pu être contrôlées, ces plantes ayant disparu pour des raisons diverses (froid, sécheresse).

Les pourcentages de germination sont par contre équivalents dans l'ensemble des hybrides F_1, à l'exception de LF 15 dont les caryopses ont un taux de germination légèrement supérieur (37 p. 100 contre 22 et 25 p. 100). Cette supériorité de la descendance de LF 15 se manifeste encore dans le pourcentage de plantes germées viables qui atteint presque la valeur présentée par les témoins (92 p. 100 contre 96 à 100 p. 100). Le taux de viabilité des embryons développés dans la descendance des autres hybrides F_1, notamment LF16, est extrêmement réduit et contraste avec la caractéristique signalée plus haut des plantules F_1 elles-mêmes. Cette mortalité que l'on constate entre la germination et le tallage, dernier stade critique de l'ontogenèse, atteint soit des plantules apparemment normales, soit des embryons anormaux. Ces derniers se manifestent soit par l'absence de tige ou de racine, soit par une croissance anarchique d'un tissu embryonnaire indifférencié, comme dans le cas du croisement initial dans le sens *Festuca* ♀.

TABLEAU 19

Fertilités ♀ des parents et F_1

	Épillets (ou fleurs)	Caryopses	Car. p. 100 épillets (ou p. 1 000 fleurs)	Caryopses mis à germer	Plantules	% germination	% viabilité des plantules	Plantes pour 100 épillets (ou p. 1 000 fleurs)	Pourcentage du témoin
Parents *Lolium* et *Festuca* FL ...	—	—	255 (116 à 608)	—	—	87 (76 à 95)	98 (96 à 100)	217	100
♀ *L. perenne* × ♂ *F. pratensis*..	1 720 fl.	260	15,11 pour 1 000 fl.	260	5	1,92	100	2,91 pour 1 000 fl.	0,54
♀ *F. pratensis* × ♂ *L. perenne*...	4 062 fl.	216	5,31 pour 1 000 fl.	216	3	1,38	100	0,74 pour 1 000 fl.	0,14
♀ F_1 (*L. p.* × *F. p.*) × ♂ *L. perenne*	—	—	12,5	—	—	24,7	78,9	3,25	1,50
LF 15 × *L. perenne*	461	97	21,0	572	212	37,1	92	7,16	3,30
LF 16 × *L. perenne*	1 044	124	11,9	491	108	22,0	61	1,60	0,74
LF 17									
LF 18 × *L. perenne*	1 200	56	4,7	48	12	25,0	83,3	0,98	0,45
LF 19									
♀ F_1 (*L. p.* × *F. p.*) × ♂ *F. pratensis*	—	—	8,2	—	—	24,5	—	1,18	0,54
LF 15 × *F. pratensis*	236	23	9,7	206	71	34,5	46,5	1,56	0,72
LF 16 × *F. pratensis*	134	9	6,7	152	18	14,6	83,3	0,81	0,37

La dernière colonne du tableau 19 résume l'ensemble des résultats en indiquant les fertilités exprimées en plantes viables par rapport aux fertilités des parents prises comme indice de référence. A l'exception de LF 15 × *Lolium perenne* dont la valeur relativement forte relève la moyenne de son groupe, toutes les fertilités observées sont très nettement inférieures à 1 p. 100 du témoin.

3. Discussion

Plusieurs auteurs, depuis Jenkin (1933, 1955), ont déjà signalé l'obtention d'hybrides *Lolium perenne* × *Festuca pratensis*. Il s'agit de Crowder (1953) Reusch (1959 *a*), Hertzsch (1960) et Wit (1959). La technique employée par ce dernier auteur rendant difficile une confrontation de ses résultats avec les autres, nous signalerons seulement qu'il a obtenu *un* hybride en pollinisant 17 épis non castrés de *Lolium perenne* par simple ensachage avec des inflorescences de *Festuca pratensis*.

a) *Croisement initiaux*

Dans le sens *Lolium* ♀, les résultats de Reusch ont mis en évidence une influence génotypique nette sur la fertilité. Bien que l'auteur ait trouvé des différences significatives de grainage entre les trois géniteurs *Lolium* employés, les trois pourcentages sont cependant relativement peu différents (72,4 - 76,3 - 79,5 p. 100) et nous pouvons les considérer globalement comme homogènes avec une valeur moyenne de 76 p. 100. Par contre, la différence essentielle entre les trois plantes-mères porte sur les pourcentages de germination des caryopses obtenus, qui sont respectivement de 0 - 11,8 et 47,8 et les pourcentages de plantes viables par rapport aux caryopses mis à germer, de 0 - 7,1 et 30,7 (communication personnelle de l'auteur). Il en résulte une fertilité qui varie ici de 0 à 54 et à 244 plantules pour 1 000 fleurs. Il est intéressant de noter que les différentes fertilités ne sont pas significativement modifiées par l'un ou l'autre des 3 géniteurs mâles utilisés.

Comparés aux résultats de Jenkin (grainage 340 et fertilité-plantes 0,7 pour 1 000 fleurs) et de Hertzsch (grainage 23 et fertilité-plantes 17,5 pour 1 000 fleurs), ceux obtenus par Reusch sont remarquablement élevés. Sur le plan du grainage, les trois plantes-mères *Lolium* sont uniformément beaucoup plus fertiles que celles sur lesquelles ont travaillé Jenkin, Hertzsch ou Crowder 1953 (qui obtient un grainage de 310 p.1000 sur 211 fleurs ; aucune germination) et *a fortiori* les nôtres. En raison de l'homogénéité des résultats obtenus par chacun des auteurs dont les données se prêtent à cette analyse, nous supposons qu'il s'agit davantage ici de différences liées au choix d'une limite inférieure de taille de ce que l'expérimentateur considère comme caryopses que de différences purement génotypiques. Si nous considérons les cas extrêmes : Reusch recueille tous les ovaires ayant subi un début de développement tandis que le présent auteur a éliminé tout ce qui n'était pas nettement développé, ne conservant que les caryopses « d'apparence viable ». Quels que soient les critères employés, un certain choix est nécessaire, étant donné que dans ce croisement on observe tous les intermédiaires entre des ovaires desséchés et des caryopses absolument normaux sans que ceux-ci soient pour autant assurés de germer.

Nous reportant donc d'une part à la discussion préalable du paragraphe 1 *supra*, d'autre part à l'étude des modalités d'avortements sporophytiques publiée par

Reusch (1959 *b*) et enfin aux conclusions auxquelles nous venons d'aboutir, il apparaît nettement que l'estimation du grainage est, dans le cas présent, très arbitraire. De ce fait, les pourcentages de *germination* perdent beaucoup de leur intérêt comparatif des résultats obtenus par différents auteurs, sauf par transformation établie sur la base des fleurs contrôlées.

Selon nos propres résultats, toute germination équivaut ici au développement d'une plante adulte. Par contre, les caryopses germés obtenus par Jenkin et Reusch n'ont pas tous donné naissance à une plante viable. Considérant donc pour chacun de ces 3 auteurs ce que nous nommons la fertilité-plantes par opposition à la fertilité-graines, ou grainage, nous nous retrouvons sur un plan beaucoup plus objectif.

Dans le sens *Festuca pratensis* ♀ les résultats obtenus sont, dans leur ensemble, nettement inférieurs aux résultats précédents. Sur les deux auteurs qui n'ont pas obtenu le rendement maximum dans le sens *Lolium* ♀, on peut remarquer que le nombre de fleurs *Lolium* utilisées par Crowder est extrêmement faible eu égard aux pourcentages habituels de réussite. L'ensemble des résultats présentés ci-dessous paraît suffisamment net à cet égard.

	Nombre de plantes F_1 issues de 1000 fleurs	
	Lolium	*Festuca*
Jenkin (1955)	0,7 — 2 868 fleurs castrées	2,3 — 3 818 fleurs castrées
Crowder (1953)	0 — 211 — —	2,7 — 741 — —
Reusch (1959 *a*)	97 — 2 142 — —	0 — 1 780 — —
Hertzsch (1960)	17,5 — 343 — —	0 — 466 — —
Essad	2,9 — 1 720 — —	0,7 — 4 062 — —

L'existence déjà démontrée par Reusch dans son propre travail, d'une différenciation génotypique importante de l'aptitude des *Lolium perenne* femelle à se croiser avec *Festuca pratensis* se trouve donc confirmée par la comparaison de ses résultats avec ceux des autres auteurs, surtout si l'on remarque que Jenkin et Reusch ont employé les mêmes techniques de pollinisation. La disproportion des fertilités-plantes observées par Reusch s'accuse encore si l'on considère que son meilleur géniteur a donné 240 plantes pour 1000 fleurs. Il serait évidemment prématuré de tirer des conclusions de ces divers travaux sur la fréquence relative des géniteurs *Lolium perenne* « *Festuca-compatibles* », en raison surtout du manque de détails concernant la sélection effectuée au départ du travail de Reusch : « ... on the basis of differences in seed incompatibility ». Mais quelques remarques peuvent être faites qui laissent à penser que des génotypes analogues à L (*b*) et L (*c*) de Reusch sont rares. Tout d'abord on peut noter que tous les auteurs ayant abordé ce sujet n'ont constaté l'existence que de fertilités faibles ou nulles, à l'exception de Reusch dont une plante sur trois appartient cependant à cette catégorie (719 fleurs castrées). En outre, bien que signalés à plusieurs reprises, les hybrides observables dans la nature sont rares Or, étant donné la proximité spatiale habituelle des deux espèces parentes, ces hybrides devraient se manifester avec une fréquence notable au voisinage de plantes aussi inter-compatibles que celles dont Reusch a révélé l'existence, et la seule station naturelle que nous ayions pu rencontrer se composait apparemment de plusieurs individus hybrides groupés sur une surface de 1 à 2 mètres de diamètre. Que l'existence de telles stations naturelles soit liée à la présence de tels génotypes inter-compatibles, comme le suggère Reusch, est tout à fait vraisemblable. Que tous les génotypes inter-compatibles donnent nécessairement naissance à des hybrides naturels

est plus douteux. Mais dans l'état actuel des travaux entrepris, on doit admettre que de tels génotypes sont rares et que les possibilités d'hybridation entre les deux espèces sont extrêmement limitées.

b) *Recroisements*

Au niveau des recroisements de la F_1 par les espèces parentes, l'aspect arbitraire de la fertilité-graines des croisements initiaux disparaît : le battage des inflorescences F_1 libère des caryopses de tailles normales, tous aptes apparemment à germer. En conséquence, nous pourrons sans inconvénient comparer les différentes fertilités signalées dans la littérature par des auteurs différents, sur le plan du grainage comme sur celui de la germination.

L'ensemble des résultats connus peut être récapitulé comme suit, nos propres résultats concernant le grainage ayant été transformés en prenant pour base le nombre de fleurs fertilisables que nous avons déjà estimé plus haut à 4 par épillet.

	Grainage (%)	Germination (%)	Plantes % fleurs
	—	—	—
♀ F_1 × ♂ *Lolium perenne*			
Jenkin	1,7	14,5	0,24
Reusch (1)	3,8	25,9	0,76
Reusch (2)	1,0	31,8	0,14
Essad	3,1	28,0	0,81
♀ F_1 × ♂ *Festuca pratensis*			
Jenkin	1,2	5,6	0,02
Reusch (1)	0,8	28,6	0,21
Reusch (2)	0,5	27,3	0,09
Essad	2,0	24,5	0,28

Les pourcentages de plantes pour 100 fleurs obtenus par Reusch ont été calculés par nous-même sur la base des données complémentaires qu'il nous a aimablement communiquées ; les résultats de ses recroisements par *Lolium* et par *Festuca* affectés d'un même numéro correspondent aux mêmes géniteurs femelles.

La confrontation de ces résultats, malgré l'existence d'une certaine variation, confirme l'essentiel des conclusions auxquelles nous étions arrivé plus haut d'après nos propres résultats : niveau général des fertilités extrêmement bas avec une légère supériorité des recroisements par *Lolium*. On peut aussi remarquer que les F_1 analysées par Reusch sont issues de la plante *Lolium perenne* qui s'est révélée particulièrement fertile en croisement avec *Festuca pratensis* ; ces hybrides F_1 n'ont pas conservé l'aptitude remarquable de leur mère.

VI. CARACTÈRES DE LA DEUXIÈME GÉNÉRATION HYBRIDE

L'étude des descendants de la F_1 présente une importance considérable dans l'analyse des phénomènes liés à l'existence d'une différence spécifique, aussi bien que dans l'analyse des modalités de transmission héréditaire d'un caractère génétique simple. Si l'étude de la F_1 permet de mettre en évidence certaines relations de la compatibilité ou des caractères génétiques parentaux qui sont indispensables pour la compréhension des disjonctions produites à la génération suivante, celles-ci permettent de pénétrer intimement le détail des différences qui séparent les deux patrimoines héréditaires. Et si ces différences sont d'une complexité telle qu'une certitude à leur égard ne peut alors être donnée, il est cependant possible d'émettre des hypothèses qu'une étude nécessairement plus longue portant sur les descendants de la F_2 (ou R_1) devra préciser.

En raison de l'indéhiscence totale des étamines de la première génération hybride, l'obtention d'une deuxième génération est ici exclusivement limitée aux possibilités du recroisement par l'une ou l'autre des espèces parentes (back crosses). Cette génération de recroisement sera désignée dans la suite de ce travail par l'abréviation R_1 suivie de la lettre L ou F suivant que le parent récurrent employé aura été *Lolium perenne* ou *Festuca pratensis*. L'analyse de cette descendance sera appuyée sur les résultats déjà exposés, de l'étude des parents et de la génération F_1. Nous analyserons successivement la variation chromosomique, les caractères de morphologie externe, certains caractères physiologiques et enfin la méiose et les fertilités.

A. — Nombres chromosomiques R_1 et complément à l'étude des fertilités ♀ F_1

L'analyse chromosomique des espèces parentes a porté sur 48 plantes comprenant les souches parentales proprement dites et leur descendance issue d'autofécondation ou de fécondation libre. Parmi ces 48 plantes, 46 étaient diploïdes. Les deux autres, issues d'autofécondation étaient : un *Lolium* $4n$ et un *Festuca* mixoploïde $2n$-$4n$. Ces deux anomalies ont été rapportées plus haut et expliquées par un doublement chromosomique ultérieur à la fécondation, soit immédiat, dans le cas du *Lolium*, soit différé au deuxième cycle de division dans le cas de *Festuca*. Toutefois, bien que des grains de pollen $2n$ aient été décelés dans la souche S 42, aucune plante $3n$ spontanée n'a jamais été observée dans ce matériel.

Par contre, l'analyse chromosomique des plantes R_1 issues de nos différentes souches montre très nettement que la présence de triploïdes est un phénomène normal dans ce matériel. De plus, un tétraploïde a été observé dans la descendance de LF 15 × *Festuca pratensis*.

En raison de la stérilité habituelle des triploïdes et du caractère aberrant de cette production, il paraît intéressant de tenir compte de leur présence dans les descendances examinées pour attribuer aux hybrides F_1 une fertilité-plantes susceptible

d'intervenir dans une estimation des possibilités évolutives de l'hybridation *Lolium perenne* × *Festuca pratensis*. Le tableau 20 complète à cet égard les données du tableau 19 et met en évidence un certain nombre d'aspects de cette production de triploïdes.

TABLEAU 20

Fertilités femelles di- et triploïdes des plantes F_1
♀ Lolium perenne × ♂ Festuca pratensis

	Caryopses pour 100 épillets	Caryopses mis à germer	Plantules	% de germination	% de viabilité	Plantes R_1			% de plantes 2*n*	Nbre de pl. 2*n* pour 100 épillets
						2*n*	3*n*	4*n*		
♀ F_1 × *L. perenne* ♂	12,5	—	—	24,7	78,9	—	—	—	64,6	1,56
LF 15 × *L. perenne*	21,0	572	212	37,1	92	70	125	0	35,9	2,58
LF 16 × *L. perenne*	11,9	491	108	22,0	61,1	58	8	0	87,9	1,41
LF 17 / LF 18 × *L. perenne* LF 19 \	4,7	48	12	25,0	83,3	7	3	0	70,0	0,69
♀ F_1 × *Fest. prat.* ♂	8,2	—	—	24,5	64,8	—	—	—	82,7	0,97
LF 15 × *F. prat.*	9,7	206	71	34,5	46,5	26	5	1	78,8	1,23
LF 16 × *F. prat.*	6,7	152	18	14,6	83,2	13	2	0	86,7	0,70

1° Constance du phénomène dans toutes les familles analysées, quelle que soit l'origine de la plante F_1 et quel que soit le parent récurrent.

2° Les pourcentages de triploïdes relevés dans les 5 familles se situent entre 12 et 30 sauf pour la famille 15 L où ce pourcentage atteint le chiffre de 64.

3° Si le recroisement de LF 16 par *Lolium* et par *Festuca* donne des pourcentages de triploïdes assez voisins, par contre les descendants 3*n* de LF 15 passent de 64 à 21 p. 100, du recroisement par *Lolium* au recroisement par *Festuca*.

L'origine de ces triploïdes et la signification des fertilités différentielles seront discutées plus loin.

Il faut aussi noter que sur l'ensemble des plantes R_1L dénombrées, ont été rencontrées : une plante à $2n = 14$ + fragment, deux plantes à $2n = 15$, quatre plantes à $2n = 20$ et quatre plantes à $2n = 22$ chromosomes.

B. — Caractères morphologiques et physiologiques

Comme l'ont déjà signalé Jenkin (1933, 1955) et Reusch (1959 *a*), les recroisements par *Lolium perenne* donnent des plantes d'allure typiquement *Lolium* alors que les recroisements par *Festuca pratensis* font apparaître des plantes intermédiaires entre *Lolium* et *Festuca*.

Les figures 33 et 34 permettent de se rendre compte d'une façon approximative de la morphologie d'ensemble des diverses catégories de plantes. La figure 33 représente l'hybride F_1 LF 15 encadré par deux plantes représentatives des espèces parentes, *Lolium perenne* à gauche et *Festuca pratensis* à droite. La figure 34 représente un individu R_1L (15 L 19) à gauche, et deux individus R_1F (15 F 1 et 15 F 35) dont la comparaison donne quelque idée de la variabilité morphologique rencontrée

dans cette classe. Ces vues d'ensemble des plantes sont complétées par la série des figures 35 à 42 illustrant d'un échantillonnage représentatif, les types d'inflorescences observés dans la R_1F *2n*. On notera l'existence de tous les intermédiaires entre inflorescences très ramifiées et non ramifiées ainsi que des épillets arrondis de

FIG. 33. — *L'hybride F_1 LF 15 encadré par* Lolium perenne *à gauche et* Festuca pratensis *à droite*

FIG. 34. — *La première génération de recroisement de* LF 15 : *à gauche par* Lolium perenne, *au centre et à droite par* Festuca pratensis

type *Festuca* et des épillets larges et plats de type *Lolium*. De plus, certaines plantes possèdent des inflorescences très courtes (fig. 41 et 42). Dans l'ensemble, le type d'inflorescence le plus fréquent est celui des hybrides F_1 (fig. 40).

Par ailleurs, les plantes R_1F sont fréquemment peu vigoureuses (fig. 44) et moins densément feuillues que les R_1L (fig. 43).

Les disjonctions relevées dans les familles R_1F et R_1L pour les quelques carac-

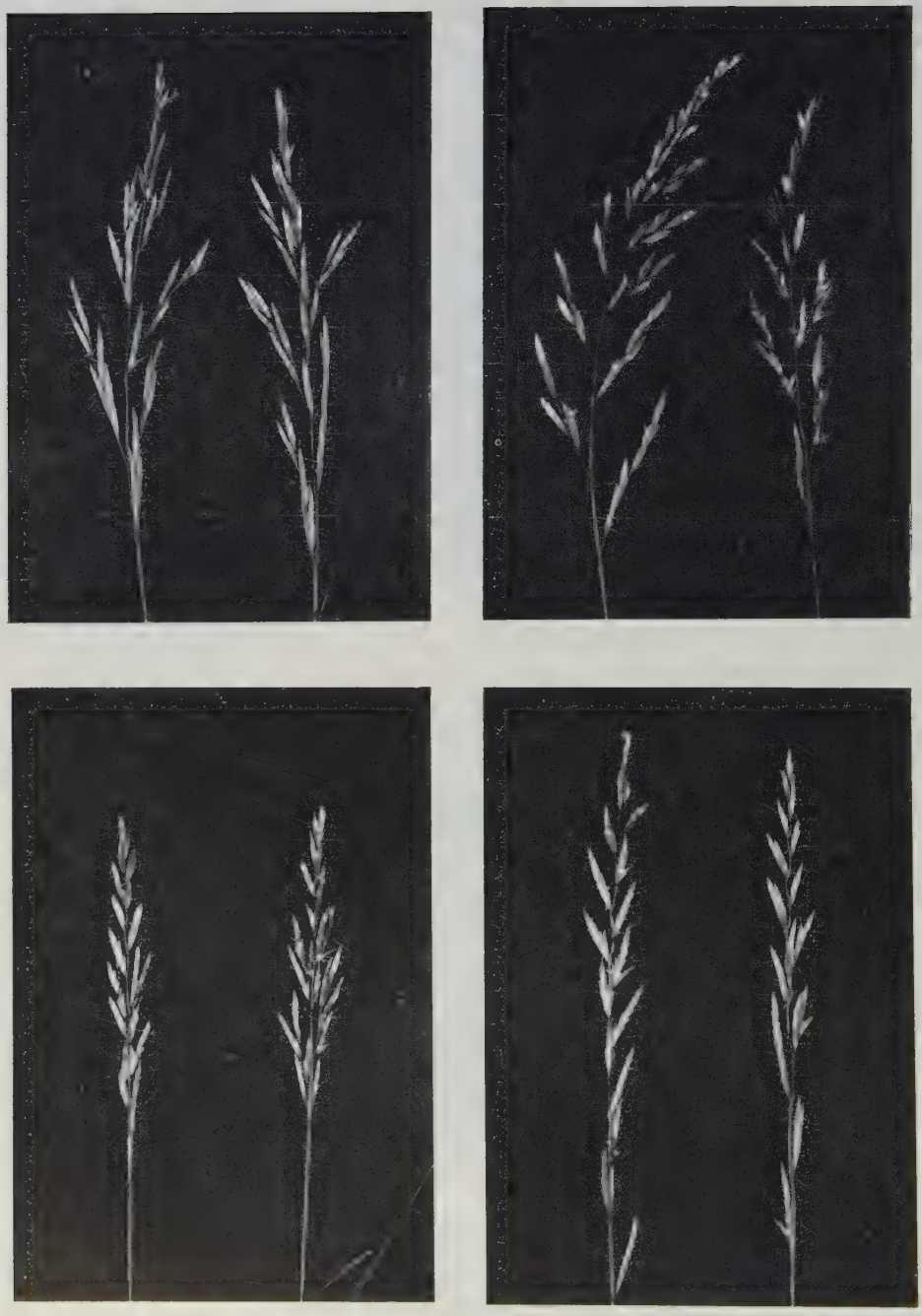


FIG. 35 à 38. — *Échantillonnage d'inflorescences de la première génération de recroisement de la F_1 par* Festuca pratensis (R_1F)

FIG. 39 à 42. *Echantillonnage d'inflorescences de la première génération de recroisement de la F_1 par* Festuca pratensis (R_1F)

tères spécifiques du type « présence-absence » utilisables sont rassemblées dans le tableau 21. Ces caractères ne sont cependant probablement pas simples : étant donné leurs modalités de manifestation (existence de formes intermédiaires) ils sont ou plurifactoriels, ou contrôlés par des modificateurs. Mais les catégories définies sont réelles et cette distinction est parfaitement utilisable pour une analyse préalable.

FIG. 43. — *Clones* 15 *L* 32 *à* 36 *de la première génération de recroisement de la* F_1 *par* Lolium perenne (*septembre* 1959)

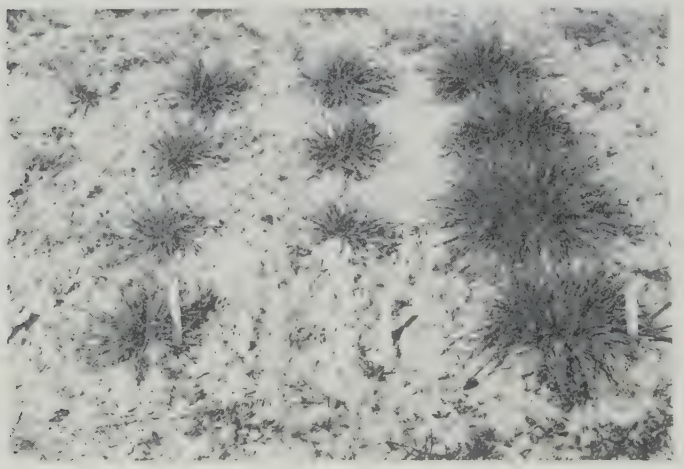


FIG. 44. — *Clones* 15 *F* 2, 4, 5 (*et* 6 *à l'extrême gauche en haut*) *de la première génération de recroisement de la* F_1 *par* Festuca pratensis (*septembre* 1959)

De ce tableau 21, il apparaît que :

1° Le caractère de *section du rachis* à dominance *Lolium*, conserve normalement sa dominance en R_1L et ce type dominant n'apparaît en R_1F qu'avec une fréquence d'environ 25 p. 100.

TABLEAU 21

Caractères de type qualitatif chez les parents, les hybrides F_1, et leurs disjonctions dans les recroisements (+ = présence, — = absence)

	Lolium	*Festuca*	F_1	R_1L	R_1F
Rachis	Rectangulaire	Triangulaire	R	54 (R)	7 (R) 24 (T)
Glume/Fleurs	$\geqslant 2$	< 1	1	30 ($\geqslant$ 2) 24 (1)	2 (1) 29 ($<$ 1)
Pédonculation	—	+	±	51 (—) 3 (+)	1 (—) 30 (+)
Ramifications	—	+	+	50 (—) 4 (+)	8 (—) 23 (+)
Glume inférieure	—	+	+	45 (—) 9 (+)	1 (—) 30 (+)

2° Le caractère *Glumes/Fleurs*, correspondant au nombre de fleurs atteintes ou dépassées par la glume supérieure est un caractère complexe dont les composantes essentielles, longueur de baguette et longueur de glume (les longueurs de glumelle ne différenciant pas significativement les deux espèces parentes), de type quantitatif sont utilisées par ailleurs. Cependant, considéré sous cette forme synthétique, ce caractère global est immédiatement observable et ne doit pas être négligé. Le type *Lolium* réapparaît ici dans 55 p. 100 des R_1L. Le type F_1 représente le complément à 100 de cette catégorie de plantes, ainsi qu'une fraction très faible de la R_1F qui est, en très forte majorité, de type *Festuca*. Pour ce caractère, la F_1 semble avoir transmis à la R_1L une proportion sensiblement égale de facteurs « *Lolium* » et de facteurs « *Festuca* » alors que chez la R_1F, la transmission du caractère « *Lolium* » semble exceptionnelle.

3° Si la *pédonculation des épillets* distingue nettement les espèces parentes, les variations de ce caractère en F_1 et R_1 font qu'il est parfois difficile d'estimer si telle plante est ou non pédonculée. Mais ici encore nous avons conservé ce caractère dont les disjonctions en R_1 montrent une dominance numérique très nette du type récurrent.

4° Les caractères « présence-absence de *ramification* » et « présence-absence de *glume inférieure* » révèlent un type *Lolium* récessif correspondant à l'absence du caractère. La R_1L présente une disjonction extrêmement déséquilibrée numériquement en faveur du caractère *Lolium*, mais on remarque surtout l'apparition de *plantes R_1F présentant le caractère récessif du parent non récurrent.* Une seule plante de ce type apparaît pour le caractère de glume inférieure, mais le caractère de ramification en révèle 8 sur 31, c'est-à-dire près du quart. Ce phénomène ne peut donc pas être considéré comme exceptionnel. On peut aussi noter que si la plante R_1F non pédonculée est distincte de celle qui ne présente pas de glume inférieure, par contre ces deux plantes ne présentent pas de ramification. Dans le même ordre d'idées, aucune liaison absolue n'a été relevée entre les différents caractères « non *Lolium* » observés chez la R_1L si ce n'est que les trois plantes pédonculées présentent aussi soit des glumes inférieures, soit un rapport glumes sur fleurs de F_1, soit les deux caractères à la fois.

TABLEAU 22

Plantes R_1F aberrantes (+ = présence, — = absence)

	Rachis	Gl./Fl.	Pédonc.	Ramif.	Gl. inf	F Gl.	G Gl.	densité épill.	déhisc. étamin.	Méiose		Fertil. pollin.	Caryop. p. 100 ép.	% germin.
										p	*l*			
15 F 6.....	R	2	—	—	—	0,54	13,4	2,0	—	0,977	0,851	0	5,63	2,3
15 F 19.....	R	3	—	—	—	0,45	11,4	1,65	—	0,911	0,536	1,5	19,70	5,4
15 F 36.....	R	3	—	+	+	0,53	11,0	2,10	—	0,364	0,149	0	57,70	0,6
16 F 7.....	R	7	—	+	—	0,48	8,1	1,10	—	—	—	—	—	—
16 F 19.....	R	5	—	—	—	0,55	10,1	1,30	—	0,992	0,742	0	0	0

Par ailleurs, 5 plantes aberrantes ont été observées dans les familles 15 F et 16 F et n'ont pas été introduites dans l'établissement des moyennes et des pourcentages concernant la R_1F en raison du hiatus qui les sépare des autres plantes (tableau 22). Morphologiquement, à l'exception de quelques rares caractères, ces plantes sont de type *Lolium* pur. Par contre, tous les caractères de méiose et de fertilités les rattachent inconstestablement aux R_1F (cf. subdivision C du présent chapitre).

L'utilisation, sur la R_1, des résultats de l'analyse statistique préalable de certains caractères quantitatifs relevés sur les parents et hybrides F_1, nous a permis de compléter les observations précédentes. A cet effet, nous avons utilisé les deux combinaisons de caractères quantitatifs qui s'étaient révélées les plus stables et les plus nettes. Il s'agit des rapports *largeur de feuille culmaire sur longueur de glume* (F/Gl) et *longueur de gaine de feuille culmaire sur longueur de glume* (G/Gl). A ces deux rapports, nous avons ajouté le caractère longueur de baguette sous la forme du rapport longueur totale du rachis d'épillet sur nombre de fleurs (*d. épillets*) ; cette transformation de la méthode s'applique à un épillet du quart médian supérieur et donne des résultats suffisamment approchés tout en correspondant à une plus grande commodité de réalisation des mesures.

Le tableau 23 résume l'ensemble des résultats obtenus.

TABLEAU 23

Caractères quantitatifs dans les espèces parentes, F_1 et R_1

	F/Gl				G/Gl				d. Epillets			
	n	$\bar{x}$	s_x	*p*	*n*	$\bar{x}$	s_x	*p*	*n*	$\bar{x}$	s_x	*p*
Lolium perenne FL	18	0,547	0,095		18	16,372	3,77		19	1,241	0,122	
				0,02-0,05				0,45				0,05-0,10
R_1L 2*n*.....	49	0,610	0,108		49	15, 727	2,91		49	1,330	0,183	
				< 0,01				0,01-0,02				< 0,01
F_1 (LF 15 et LF 16)	2	0,883	0,084		2	23,705	2,11		2	1,535	0,063	
				0,25				0,30				0,80
R_1F 2*n*	26	1,039	0,196		26	30, 710	9,19		26	1,496	0,199	
				< 0,01				< 0,01				< 0,01
Festuca prat. FL ..	14	1,344	0,187		14	44,312	6,66		14	1,833	0,123	

Il est remarquable que la R_1F n'y soit jamais significativement différente de la F_1 (2 plantes), alors que *Festuca pratensis* présente des valeurs régulièrement et significativement plus élevées que cette R_1F. La R_1L est par contre significativement différente de la F_1 et ne s'écarte des valeurs de *Lolium perenne* que pour la mesure F/Gl où la différence se trouve à la limite de signification statistique ($0,02 < p < 0,05$)

Huit plantes R_1F (3 et 5 appartenant respectivement aux familles 15 F et 16 F) n'ont pu être introduites dans toutes les observations qui précèdent en raison d'une inaptitude caractéristique à « monter » ; ces plantes sont en effet demeurées à l'état végétatif dans les conditions naturelles de nos observations. Elles représentent une proportion de 11, 5 p. 100 chez 15 F et 41,5 p. 100 chez 16 F, c'est-à-dire que ce phénomène ne peut pas être considéré comme accidentel et ne peut que résulter d'une combinaison génique interspécifique.

Sur un autre plan de l'analyse des caractères physiologiques de la R_1, les froids particulièrement rigoureux de février 1956 nous ont permis de faire quelques notations fortuites, mais intéressantes sur la résistance au froid de l'ensemble du matériel étudié à cette époque. En pépinière, chaque parent était représenté par un clone, 4 plantes issues d'autofécondation et 8 plantes issues de fécondation libre. A ceci s'ajoutait une famille F_1 de 9 plantes *Lolium perenne* issues du croisement S 42 × L 29, 5 clones F_1 de 4 plantes, 5 plantes R_1F et 55 plantes R_1L réparties en 36 diploïdes et 19 triploïdes. Le degré de résistance des différentes classes de plantes a été estimé par le rapport du nombre de plantes survivantes au nombre de plantes en place avant l'arrivée des froids. Les résultats ont été les suivants :

Festuca pratensis	28/36 = 0,78
F_1	7/20 = 0,35
R_1L 3*n*	6/19 = 0,31
2*n*	9/36 = 0,25
R_1F 2*n*	1/5 = 0,20
Lolium perenne	6/65 = 0,09

Des différences ont aussi été relevées à l'intérieur de chacune de ces classes et notamment nous avons pu noter de 1 à 9 la résistance au froid (1 correspondant à la résistance totale et 9 à la destruction totale), ces notes n'ayant qu'une valeur approximative en raison du faible nombre d'individus de chaque clone.

1 - R 13
3 — LF 15
5 — L 29, M 115, LF 16, LF 19
7 - S 42, LF 17
9 — S 52, LF 18

Des précisions complémentaires ont pu être obtenues à partir de trois isolements répartis en plein champs :

LF 15	27/30 = 0,90	$\bar{x}$ = 41/46 = 0,89
LF 15	14/16 = 0,87	
15 L 13	11/16 = 0,69	
LF 16	22/33 = 0,67	
16 L 2	6/16 = 0,37	
15 L 14	4/14 = 0,29	
16 L 3	3/12 = 0,25	
16 L 1	3/16 = 0,19	
L. per. S 52	1/16 = 0,06	

Ces données confirment les résultats obtenus en pépinière en mettant de plus en évidence les disjonctions de la R_1L en ce qui concerne ce caractère.

On peut résumer ceci en attribuant une résistance maximum à la Fétuque, intermédiaire à la F_1, inférieure à la F_1 pour la R_1L et la R_1F, et minimum au *Lolium*. Ceci étant soumis à une variation considérable entre individus, telle qu'un chevauchement important est susceptible de se produire entre les différents groupes. Notons

aussi que la faible résistance des R_1F est probablement liée à un état physiologique déficient plus qu'à une réaction génétique spécifiquement conditionnée.

Nous avons également entrepris une étude des possibilités offertes par ce croisement pour l'introduction chez *Lolium perenne* d'une amélioration de sa sensibilité naturelle à la sécheresse. Ce travail est actuellement en cours et nous signalerons simplement dans les limites de cette publication, les disjonctions importantes constatées à l'égard de ce caractère à l'intérieur de la R_1L. Ces disjonctions sont manifestes sur la photographie (fig. 43) prise dans notre pépinière. Parmi les 5 clones représentés ici, les clones 34 et 36 ont apparement aussi peu souffert l'un que l'autre de la sécheresse importante de cette année 1959, tempérée toutefois en pépinière par quelques arrosages. Mais ils diffèrent par leur sensibilité à *Puccinia coronata* dont le clone 34, d'un vert sombre uniforme, est parfaitement indemme.

C. — Méioses et fertilités

Dans le cadre de l'hybridation *Lolium perenne* ♀ × *Festuca pratensis* ♂, PETO (1933) a analysé la méiose et la fertilité de 7 plantes R_1L. Cinq de ces plantes (plus une dont la méiose n'a pas été étudiée) présentaient une fertilité pollinique sensiblement normale (77 à 92 p. 100 de bon pollen) et une méiose excellente (100 p. 100 de bivalents pour 6 cellules-mères analysées par plante) ; la fertilité pollinique des deux autres plantes était de 40 et 0 p. 100, liée à une asyndèse sensiblement identique dans les deux plantes (31,2 et 34,5 p. 100 d'univalents).

Nous avons repris ce travail et obtenu un certain nombre de données qui complètent les observations effectuées sur un matériel plus restreint par PETO.

1. Méioses

La méiose de la génération de recroisement a été étudiée sur la base des critères définis au chapitre IV. Les résultats de cette analyse sont rapportés au tableau 24 qui sera utilement comparé au tableau 12 dont ont été extraites les données concernant l'ensemble des espèces issues de fécondation libre et l'ensemble des F_1, afin de permettre une comparaison immédiate.

TABLEAU 24

Méioses et fertilités ♂ de la R_1

Familles	Nombre de plantes	*p*	*l*	GP
R_1L (global)	76	0,988 ± 0,019	0,687 ± 0,131	
LF 15 × L 29	39	0,988 ± 0,024	0,633 ± 0,139	34 (0 à 83)
LF 15 × *L. perenne*	10	0,992 ± 0,010	0,730 ± 0,123	36 (0 à 88)
LF 16 × S 52	19	0,985 ± 0,010	0,741 ± 0,081	65 (7 à 97)
LF 17 à 19 × *L. perenne*	8	0,993 ± 0,010	0,765 ± 0,095	62 (23 à 97)
R_1F (global)	22	0,905 ± 0,139	0,638 ± 0,157	
LF 15 × *F. pratensis*	17	0,906 ± 0,145	0,633 ± 0,176	0,7 (0 à 5)
LF 16 × *F. pratensis*	5	0,900 ± 0,131	0,656 ± 0,067	1,4 (0 à 3)
Parents FL (global)	38	0,993 ± 0,012	0,682 ± 0,097	(cf. tableau 12)
Hybrides F_1 (global)	5	0,968 ± 0,015	0,732 ± 0,036	0,9 (0 à 5,8)

Les valeurs de p (index d'appariement) relevées dans la R_1L d'une part, dans la R_1F d'autre part, sont extrêmement homogènes d'une fratrie à l'autre, et permettent de constater :

a) L'identité absolue de la R_1L et des espèces parentes, à l'exception près de la variabilité des mesures de (LF 15 × L 29) qui se révèle significativement différente de celle des autres familles de ce groupe. Or cette fratrie correspond au recroisement strict de l'hybride F_1 obtenu à partir du parent *Lolium* L 29 chez qui nous avons montré *supra* l'existence d'un facteur d'asyndèse. La bonne valeur de p indique que le facteur récessif en question n'existe pas chez l'hybride F_1 mais la forte variation constatée ici ($F = 6$ par rapport aux variances des autres fratries R_1L) met en évidence une action secondaire qui pourrait correspondre à une hérédité complexe de ce processus d'asyndèse.

b) Une réduction significative (probabilité $< 0{,}01$) des valeurs de p de la R_1F par rapport aux espèces parentes. Cette faible valeur d'appariement coïncide avec une variabilité extrêmement importante entre plantes, qui ne peut être comparée qu'à celle de la fratrie L 29 AA ($0{,}834 \pm 0{,}177$). L'accroissement de la variance est hautement significatif ($F = 52$ par rapport à la variance des R_1L). Il semble fort improbable que ce comportement soit dû à la simple réapparition de gènes d'asyndèse du type de celui mis en évidence dans la famille L 29, étant donné qu'aucun comportement analogue n'a été observé dans notre échantillonnage de *Festuca pratensis*. On peut noter aussi que la mesure de l'homogénéité des valeurs de p de la R_1F et de la F_1 donne une probabilité de 0,05 alors que plus haut, a été indiquée une différence significative à cet égard de la F_1 vis-à-vis des parents.

Bien que la forte variabilité des valeurs de l enlève toute signification statistique aux variations constatées entre groupes, on peut cependant relever les faibles valeurs de cette intensité de liaison entre chromosomes appariés dans les deux fratries R_1F et dans la fratrie (15 × 29). L'asyndèse observée dans tous ces cas correspondrait donc à une réduction généralisée à l'ensemble des chromosomes de l'aptitude à l'appariement. Ceci ne préjugeant pas des modalités de cette restriction qui peut résulter soit d'une réduction des attractions entre chromosomes, soit d'une réduction de la fréquence des chiasmas formés entre chromosomes appariés.

2. Fertilités polliniques

La fertilité pollinique de la génération de recroisement par *Lolium* ou par *Festuca* présente quelques éléments caractéristiques (tableau 24).

On constate tout d'abord, chez la R_1L, que les valeurs obtenues pour (LF 16 × S 52) et (LF 17 à LF 19 × *Lolium perenne*), sont tout à fait comparables, avec des moyennes presque doubles de celles relevées pour (15 × 29) et (15 × *L. perenne*). Ces deux dernières moyennes sont très proches des valeurs correspondantes notées au tableau 12 pour les fratries L29 AA et L 29 FL, et, comme pour celles-ci, on peut les rattacher à l'existence d'un facteur non déterminé de stérilité pollinique indépendant du facteur d'asyndèse et qui sont tous les deux présents chez L 29, comme nous l'avons montré aux chapitres IV et V. Il est donc justifié de ne considérer dans le cadre de l'hybridation interspécifique qui nous occupe, que les données recueillies sur les descendants de LF 16 à LF 19.

Il apparaît alors que la R_1L présente une certaine stérilité pollinique moyenne due à l'existence d'une faible proportion de plantes stériles (cf. tableau 17), la fertilité n'ayant jamais été inférieure à 7 p. 100 de bon pollen.

Par contre, la fertilité mâle des plantes R_1F est pratiquement nulle : les étamines, parfois avortées, sont toujours indéhiscentes et la fertilité pollinique proprement dite est très généralement nulle avec un maximum ne dépassant pas les valeurs relevées pour la F_1. Notons cependant ici aussi une réduction de un demi de la fertilité de 15 F par rapport à 16 F.

Les résultats indiqués au tableau 24, ne tiennent pas compte des 8 plantes R_1F signalées plus haut, qui sont demeurées à l'état végétatif, ni des 5 R_1F aberrantes analysées dans le tableau 22.

3. Fertilités femelles

On retrouve pour la fertilité femelle (tableau 25) certains traits de la répartition des fertilités polliniques de la R_1, notamment une fertilité à peu près normale de la R_1L et une stérilité quasi totale de la R_1F.

TABLEAU 25

Fertilités femelles de la R_1 en fécondation libre

	♀	Nbre de plantes	Caryopses pour 100 épillets	% germination	% viabilité	Nbre de plantes pour 100 épillets
R_1L ...	15 L 2*n*	19	214 (0 à 689)	80,7 (46 à 97)	94,0 (67 à 100)	162
	16 L 2*n*	19	410 (136 à 655)	87,5 (76 à 96)	98,1 (85 à 100	352
R_1F ...	15 F 2*n*	18	1,8 (0 à 8,8)	25,5 (global)	76 (global)	0,31
	16 F 2*n*	5	1,6 (0 à 8,0)	0	—	0
Parents *Lolium* et *Festuca*(*)			255 (116 à 608)	87 (76 à 95)	98 (96 à 100)	217
F_1 × *Lolium perenne* (*) ...			12,5	24,7	78,9	3,25
F_1 × *Festuca pratensis* (*)..			8,2	24,5	64,8	1,18

(*) Chiffres tirés du tableau 19.

Dans la R_1L, la fratrie 16 L présente une fertilité deux fois plus importante que celle des plantes 15 L qui, comme nous l'avons déjà montré, constituent un matériel défavorable pour l'étude des fertilités de l'hybridation *Lolium perenne* × *Festuca pratensis* en raison des aberrations présentées par le parent *Lolium* L 29.

Plus que pour la fertilité pollinique, les divers niveaux de fertilité femelle de la fratrie 16 L peuvent être considérés comme parfaitement normaux, la valeur de grainage obtenue étant même nettement supérieure à celle des parents et l'amplitude de variation des valeurs individuelles étant pratiquement identique. Les pourcentages de germination et de viabilité sont strictement semblables à ceux du témoin.

Dans la R_1F, le grainage est extrêmement faible, avec des valeurs presque identiques et les mêmes extrêmes individuels pour les deux fratries. Toutefois, les caryopses obtenus dans la fratrie 16 F (58 caryopses sur la plante 16 F 10) ne germent absolument pas tandis que le pourcentage de germination des 279 caryopses récoltés sur 15 F et le pourcentage de viabilité correspondant sont identiques à ceux de la F_1.

Finalement le nombre de descendants obtenus pour 100 épillets est extrêmement faible, très nettement inférieur à ce que l'on obtient à partir des hybrides F_1 eux-mêmes.

D. — Discussion des résultats obtenus
Mise en évidence de phénomènes sélectifs

Parmi les caractères de la R_1, un des plus remarquables *a priori* est l'apparition spontanée d'une fréquence élevée de **plantes 3 n**. Nous avons vu que la production de gamètes femelles non réduits chez la F_1 apparaît comme un phénomène constant dont la fréquence peut varier considérablement d'une plante à une autre, mais n'est jamais inférieure, selon nos observations, à environ 10 p. 100. Ce phénomène se trouve d'ailleurs confirmé par la découverte faite par Peto (l. c.) d'un triploïde sur les 9 R_1L obtenus par Jenkin, et qui, dans la littérature que nous connaissons, sont seuls à avoir été observés cytologiquement.

Il se trouve cependant que l'étude des méioses F_1 effectuée sur les cellules-mères de pollen ne nous a pas permis de mettre en évidence un processus quelconque de non-réduction. Cette absence de correspondance entre les deux méthodes d'observation peut résulter :

1° soit, si les méioses ♂ et ♀ sont comparables, d'une *fréquence très faible du phénomène de non-réduction*, telle que celui-ci puisse passer inaperçu à la faveur d'un étalement des stades de méiose, qui, dans une même étamine, mélange fréquemment intercinèses et tétrades.

2° soit d'*aberrations particulières à l'ovogenèse* sur laquelle nous ne possédons aucun renseignement.

Sans exclure la deuxième possibilité à laquelle pourrait aussi éventuellement s'appliquer l'hypothèse suivante, la discordance apparente entre la rareté des phénomènes de non-réduction et la fréquence élevée de plantes $3n$ dans la descendance, résulterait d'une *mortalité très importante atteignant électivement les gamétophytes haploïdes et (ou) les sporophytes diploïdes*. La fréquence de plantes $3n$ sera alors d'autant plus forte que sera plus accusée la différence de viabilité des gamétophytes haploïdes et des sporophytes $2n$ vis-à vis des gamétophytes $2n$ et des sporophytes $3n$. A la limite on peut admettre une viabilité totale des gamétophytes $2n$ et des plantes $3n$.

Dans cette hypothèse, la proportion de gamétophytes non réduits se trouve ramenée à une valeur beaucoup plus compatible avec les observations cytologiques : le taux réel de gamétophytes ♀ non réduits atteindrait des valeurs de 1 p. 100 et de 0,05 p. 100 pour les taux maximum de $3n$ observés respectivement chez 15 L et 16 L (4,58 et 0,19 plantes $3n$ pour 400 fleurs).

Nous avons essayé de vérifier ce point précis en nous basant sur l'excellente aptitude des *Festuca arundinacea* ($6x$) à féconder les hybrides F_1 et en supposant que l'état polyploïde de cette Fétuque réduit la mortalité sporophytique consécutive à un déséquilibre génique.

A partir de 306 épillets de LF 15 laissés en fécondation libre dans une population de *Festuca arundinacea*, nous avons obtenu un grainage de 57 pour 100 épillets (contre 21 en croisement par *Lolium* et 9,7 par *F. pratensis*). Le nombre de plantes viables issues de gamètes haploïdes était de 24,2 pour 100 épillets (contre 2,6 par *Lolium*

et 1,2 par *F. pratensis*), c'est-à-dire que la fertilité réelle était ici dix fois plus forte que par *Lolium* en ce qui concerne les descendants *2n* ou assimilables.

La fertilité totale, comptée en nombre de plantes issues de 100 épillets est de 7,4 par *Lolium* et de 26,4 par *F. arundinacea*, c'est-à-dire que les pourcentages de *3n* ou assimilables qui sont de 64,1 par *Lolium* tombent à 8,6 par *F. arundinacea* et correspondent respectivement à 4,6 et 2,27 gamètes ♀ non réduits pour 100 épillets. Ceci conduit à admettre qu'une mortalité différentielle se fait peut-être sentir sur les organismes issus de gamètes non réduits fécondés par *F. arundinacea*.

Si la diploïdie d'un gamète est une protection contre les déséquilibres géniques tels qu'on les observe ici en combinaison avec un gamète haploïde, rien ne démontre

FIG. 45. — *Deux plantes caractéristiques du recroisement de la* F_1 L. perenne × F. pratensis (2n = 14) *recroisée par* Festuca arundinacea (2n = 42). *A gauche, plante 4 x, à droite, plante 5 x*

qu'il en est de même dans le cas d'une combinaison avec un gamète triploïde appartenant à une autre espèce. Il est même possible que dans le cas présent la mortalité sporophytique atteigne les zygotes et embryons *5x* plus intensément que les *4x*, cette possibilité se trouvant appuyée par le simple aspect des plantes correspondantes (fig. 45).

De ce fait, la démonstration d'une mortalité très faible ou nulle des gamètophytes *2n* et des plantes *3n* perd beaucoup de sa valeur sans infirmer toutefois cette hypothèse. Mais on conservera de cette expérience le fait d'un accroissement notable du grainage dont la valeur rapportée à 100 épillets correspond nécessairement à une estimation minimum, sinon exacte, de la fertilité ovulaire qui serait ainsi de l'ordre de 57 pour une moyenne de 400 fleurs fertilisables.

Cette estimation permet de présenter le schéma suivant (fig. 46) qui interprète les données recueillies chez LF 15, dans l'hypothèse d'une viabilité totale des sporo-

phytes issus de gamétophytes ♀ non réduits. Dans cette hypothèse simple on devrait observer la même fréquence de $3n$ dans les R_1L et les R_1F issues d'un même hybride F_1, dans la mesure où les deux espèces récurrentes manifestent un comportement analogue vis-à-vis des gamètes F_1.

Or, en fait, ces fréquences diffèrent selon que le recroisement est effectué par *L. perenne* ou *F. pratensis*. Différences faibles à partir de LF 16 (0,19 et 0,11 pour 100 épillets) mais très fortes à partir de LF 15 (4,58 et 0,33 pour 100 épillets). Étant donné de plus, que ces différences sont dans le même sens, le taux de $3n$ étant plus important parmi les R_1L que parmi les R_1F, il faudrait admettre une certaine mortalité des R_1F $3n$.

Les résultats obtenus par ailleurs autorisent-ils une telle discrimination entre les plantes issues du recroisement par *Lolium* et celles issues du recroisement par *Festuca pratensis*?

Tout d'abord, on peut constater que la fertilité-plantes diploïdes est réduite, dans les recroisements par *Festuca pratensis*, à la moitié de ce qu'elle est dans les recroisements par *Lolium* : 2,58 et 1,23 pour LF 15 - 1,41 et 0,70 pour LF 16. Cette seule observation permettrait de répondre par l'affirmative à la question posée. Mais

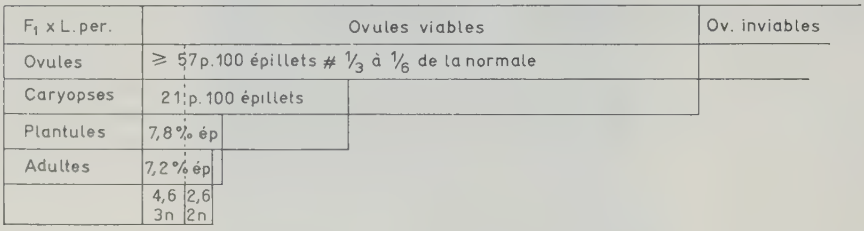


FIG. 46. — *Représentation graphique pour l'hybride F_1 LF 15 des différents aspects de la mortalité sélective gamétophytique et sporophytique. Cette sélection augmente la fréquence apparente des gamètes non réduits.*

en outre, la comparaison entre les deux sens de recroisement, pour d'autres caractères permet de souligner leur dissemblance et nous verrons au chapitre VII s'il est possible d'y apporter une tentative d'explication.

Sur le plan physiologique, on a pu constater un déséquilibre extrêmement important de la R_1F par opposition au comportement normal à quelques exceptions près, de la R_1L. Ce déséquilibre de la R_1F se manifeste sur le plan sexuel par des méioses asynaptiques fréquentes, une stérilité ♂ et ♀ au moins égale à celle de la F_1 et généralement totale. De plus apparaissent des anomalies telles qu'avortement des étamines et même suppression totale des inflorescences par inhibition apparente des mécanismes intimes du développement *sensu stricto*. La vigueur de ces plantes est fréquemment réduite, une proportion notable ne pouvant survivre qu'à la condition de soins attentifs. Leur résistance au froid est aussi nettement inférieure à ce qu'elle devrait être, compte tenu du comportement des parents et des F_1. Seule la résistance à *Puccinia* est excellente, manifestant ici l'influence exclusive de *F. pratensis*. L'apparition spontanée d'un tétraploïde semble être aussi une manifestation de ce déséquilibre fondamental de la R_1F.

Sur le plan morphologique, l'identité quasi totale de la R_1L et de *Lolium perenne* s'oppose à la variabilité considérable constatée dans la R_1F qui, sur la base des trois

caractères quantitatifs employés, se rapproche beaucoup plus de la F_1 que du parent récurrent *Festuca*.

Deux questions se posent au sujet des caractères de type qualitatif que nous avons fait ressortir : d'une part élucider leur déterminisme génétique et d'autre part confirmer la déviation sélective des mécanismes héréditaires suggérée par le comportement des caractères quantitatifs. La réponse à l'une de ces questions supposant connue la réponse à l'autre question, les conclusions qui peuvent être tirées des disjonctions observées en R_1F et R_1L ne peuvent qu'être considérées comme un point de départ pour des analyses ultérieures mais sont cependant susceptibles de donner des indications complémentaires sur les phénomènes de déviation constatés par ailleurs.

Sur les 5 caractères étudiés dans le tableau 21, la R_1L présente trois modalités de disjonctions :

1° Une dominance totale du caractère dominant du parent récurrent (section du rachis).

2° Une disjonction proche de 1 : 1 pour le caractère « Glume sur fleurs » qui donne une F_1 intermédiaire.

3° Trois disjonctions où le caractère dominant du parent non récurrent n'apparaît que rarement (pédonculation, ramification, glume inférieure). Ce type disjonctionnel correspond bien aux distributions des caractères quantitatifs où l'on observe la perte de caractères *Festuca* dans les gamètes F_1.

Les disjonctions observées chez la R_1F, pour les deux caractères où le type hybride est à dominance *Lolium* (Rachis) ou intermédiaire (Glume sur fleurs) manifestent aussi une élimination nette des caractères du parent non récurrent. Le désaccord de ces résultats avec ceux obtenus au moyen des caractères quantitatifs conduira à supposer l'existence de facteurs de viabilité sporophytique (cf. chapitre VII).

Un autre trait remarquable de la R_1F y est l'apparition de caractères *Lolium* récessifs. Il est possible d'expliquer un tel phénomène par un système génique dont le plus simple pourrait être conçu sur la base de 3 couples d'allèles :

Festuca	A *b c* (+)
Lolium	*a* B C (—)

A donnant l'apparition du caractère, B étant inhibiteur de A en présence de *c* homozygote. Suivant cette formule théorique, la F_1 est (+), les R_1L renfermant le facteur A sont (+) du fait de la présence constante de C, ou (—) dans le cas contraire (*a* homozygote) et les plantes R_1F de génotypes B*bcc* sont (—), c'est-à-dire de type *Lolium*. D'autres schémas explicatifs sont possibles mais tout aussi indémontrables que celui-ci sur la seule base des données actuelles comme nous l'avons signalé plus haut.

Le cas des 5 plantes R_1F aberrantes est extrêmement obscur, aucune explication satisfaisante ne nous permettant de concevoir les modalités d'apparition de ces plantes qui pourraient être des R_1L accidentels si 15 F 6 et 36 ne présentaient des densités d'épillets dont les valeurs sont de beaucoup supérieures à celles observées dans cette catégorie de plantes et surtout si toutes ces plantes ne présentaient des valeurs de méiose et de fertilités qui sont caractéristiques du recroisement par *Festuca*.

S'agit-il ici de la mise en évidence d'un phénomène de parthénogénèse ? Ce point sera précisé à la suite d'une analyse de la morphologie chromosomique des plantes R_1.

VII. — PHÉNOMÈNES SÉLECTIFS

La méiose F_1, malgré l'existence d'une très faible asyndèse, est généralement équilibrée avec formation de 7 bivalents et une fréquence normale de chiasmas sur les bivalents. Il se produit donc nécessairement une population de gamétophytes distribués symétriquement entre les types extrêmes *Lolium* d'une part, *Festuca* d'autre part, avec une fréquence importante de types intermédiaires. La déviation unilatérale systématique des caractères quantitatifs de la R_1 ne peut donc s'expliquer que par l'élimination d'une certaine catégorie de gamètes, cette élimination sélective devant être suffisamment importante pour permettre une déviation aussi marquée que celle effectivement constatée.

A. — Mesure de l'introgression pour un caractère monofactoriel

L'étude de la disjonction d'un caractère monofactoriel récessif nous a permis tout d'abord de confirmer l'existence de cette disparition sélective des gamètes F_1 et de calculer, dans ce cas particulier, l'importance de la sélection, c'est-à-dire du barrage opposé à l'introgression [1] dans le recroisement par *Lolium perenne*.

Utilisant un caractère de coloration rouge de la base des plantes commandé par les facteurs complémentaires dominants CR, Jenkin (1955) avait déjà réalisé des F_1 *Lolium perenne* × *Festuca pratensis* de formule C*c*RR et CCR*r* où les deux gènes dominants proviennent de *Festuca pratensis*. A partir du recroisement par des *Lolium perenne* homozygotes récessifs pour le couple hétérozygote de la F_1, dix plantes R_1 ont été obtenues dont deux seulement présentaient le caractère de coloration correspondant à la présence dans le génotype du facteur dominant d'origine *Festuca*. Nous avons cependant pu vérifier que cette proportion d'individus ayant reçu le gène dominant de *Festuca* n'est pas significativement différente de la proportion théorique (1 : 1). Le test χ^2 indique en effet une probabilité d'homogénéité des fréquences théorique et observée comprise entre 0,05 et 0,10.

Nous avons donc repris cette observation en utilisant un facteur d'albinisme présent dans une de nos souches *Lolium* de départ. L'autofécondation stricte de cette souche S 52 a permis d'obtenir 80 plantes dont 60 normales (a^+) et 20 albinos (a) (soit, au cours d'années successives 4 et 2, 15 et 4, 41 et 14) proportions théoriques parfaites d'une disjonction monofactorielle.

En isolement strict, l'hybride F_1 LF 16 recroisé par son parent femelle S 52 a donné 7 (a^+) et 12 (a) pour un total de 19 plantes R_1. L'existence chez LF 16 du génotype aa^+ est ainsi démontrée mais les proportions disjonctionnelles observées

[1] *Introgression* : « ... gradual infiltration of the germ plasm of one species into that of another » (Anderson, 1938, 194).

ne correspondent plus aux proportions théoriques attendues qui seraient 14,25 (a^+) et 4,75 (a) dans l'hypothèse de disjonction 3 : 1. Le test de conformité aboutit à un χ^2 de 14,78 pour un degré de liberté, soit une probabilité d'accord inférieure à 0,01. La proportion observée de plantes albinos est nettement trop importante. Par contre, les résultats de cette disjonction sont parfaitement compatibles avec les proportions théoriques 1 : 1 tirées de l'hypothèse d'une élimination totale des gamètes femelles a^r : le χ^2 obtenu est de 1,315 et correspond à une probabilité comprise entre 0,20 et 0,30 .Cette hypothèse sera reprise et discutée plus loin.

En raison de la nécessité d'obtenir un nombre de plantes plus important, et compte tenu de la forte stérilité des plantes F_1, nous avons alors réalisé (1954-1955) un isolement en plein champ des deux géniteurs LF 16 ♀ et S 52 ♀ en lignes alternées. Les disjonctions recueillies dans la descendance de chacun d'eux sont indiquées ci-dessous comparativement avec les valeurs théoriques correspondantes obtenues selon l'hypothèse 3 : 1.

♀ LF 16	— valeurs observées	118	(a^+) + 98	(a) = 216	probabilité	< 0,01
	— valeurs théoriques	162	(a^+) + 54	(a) = 216		
♀ S 52	— valeurs observées	73	(a^+) + 8	(a) = 81	probabilité	< 0,01
	— valeurs théoriques	60,75	(a^+) + 20,25	(a) = 81		

Quelle interprétation peut-on donner de ces résultats ?

En ce qui concerne S 52, la réduction de fréquence des albinos met en évidence un apport sensible de pollen étranger chez lequel la probabilité de rencontrer le gène a est négligeable. Dans les conditions naturelles où se trouvait cet isolement, malgré les précautions prises pour éviter la proximité d'une source de pollen étranger, cet apport est pratiquement inéluctable en raison de l'abondance des représentants de l'espèce et de l'anémophilie du pollen. En se basant sur la limite inférieure des écarts à la valeur théorique au seuil de probabilité 0,05 du χ^2, on peut établir une proportion minimum de pollen étranger de 0,23, la proportion la plus probable étant de 0,60.

Les descendants de LF 16, par contre, présentent un excès important de plantes albinos par rapport aux proportions théoriques 3 : 1 : le test d'homogénéité donne une probabilité d'accord très nettement inférieure à 0,01, et une correction tenant compte de la présence d'une proportion quelconque de pollen étranger ne ferait qu'accentuer cet écart.

La comparaison des résultats observés avec une distribution 1 : 1 donne par contre un accord satisfaisant (χ^2 = 1,85, correspondant à une probabilité comprise entre 0,10 et 0,20). Or, cette répartition 1 : 1 déjà observée dans le cas du recroisement strictement contrôlé, correspond à la limite supérieure possible de fréquence des albinos. Et ici encore, toute correction supposant une réduction de la proportion de pollen a entraîne une réduction de la probabilité d'accord. Ainsi la présence de 23 p. 100 de pollen étranger, proportion minimum admise pour la descendance de S 52, réduit cette probabilité à une valeur comprise entre 0,05 et 0,02. Or, comme nous n'envisageons pas d'autre alternative que les disjonctions 3 : 1 ou 1 : 1 il faut admettre que les plantes du clone LF 16 n'ont pu être pollinisées que par une proportion négligeable de pollen étranger,ce qui peut être aisément justifié.

LF 16 et S 52 ont en effet fleuri à la même date et les heures d'anthèse de *Lolium perenne* et des hybrides F_1 sont les mêmes ,situées généralement entre 10 et 13 heures

GMT. Les deux clones étant de plus représentés par une alternance de deux lignes de LF 16 et d'une ligne de S 52, il en résulte que la quantité de pollen disponible pour la pollinisation de LF 16 existait en suffisance et, de plus, nous n'avons pas pu mettre en évidence par ailleurs une incompatibilité quelconque entre les plantes F_1 et leurs géniteurs directs.

Par contre, en raison de la très forte auto-incompatibilité de S 52, la quasi-totalité de ses fleurs demeurait disponible vis-à-vis d'un pollen *Lolium* étranger, ce qui explique l'importance prise par ce dernier dans la paternité des rares descendants obtenus, bien que sa proportion réelle dans le nuage pollinique au niveau de la parcelle d'isolement ait été certainement infime.

Ayant jugé satisfaisant l'accord des deux disjonctions exprimées par les descendances LF 16 × S 52 avec l'hypothèse 1 : 1, nous avons vérifié l'homogénéité des deux distributions entre elles et obtenu une valeur de χ^2 de 2,22, correspondant à une probabilité comprise entre 0,10 et 0,20. La totalisation de ces résultats est donc justifiée et correspond à

$$125\ (a^+) + 110\ (a) = 235$$

Comment peut se justifier l'accord de cette disjonction avec l'hypothèse 1 : 1 ?

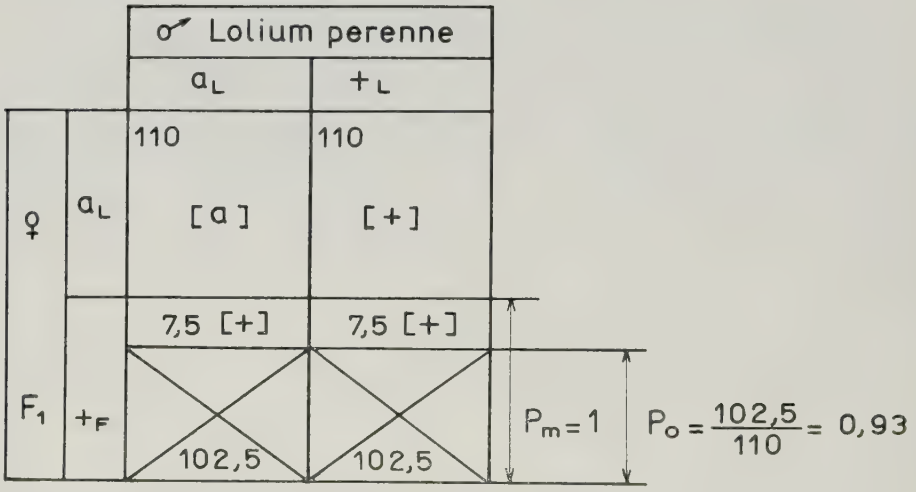


FIG. 47. — *Représentation schématique de l'interprétation des disjonctions observées dans le recroisement de l'hybride F_1 LF 16 par son géniteur* ♀ Lolium perenne S 52, *hétérozygotes pour un caractère d'albinisme monofactoriel.* P_m = *pression de sélection maximum.* Po = *pression de sélection observée.*

Nous savons que le pollen issu de S 52, en ce qui concerne le caractère d'albinisme étudié, renferme soit le gène a_L (*a* issu de *Lolium*), soit le gène a_F^+ en proportions égales. Par conséquent, il faudrait admettre que tous les ovules de LF 16 donnant naissance à une plante sont uniquement de type a_L, les gamètes ♀ a_F^+ (*a*$^+$ issu de *Festuca*) se trouvant éliminés. Cette hypothèse, qui s'accorde globalement avec les résultats obtenus précédemment dans l'étude de l'ensemble des caractères de la R_1 (gamètes ♀ F_1 de type *Lolium*) et des fertilités F_1 qui sont extrêmement réduites, doit cependant être acceptée avec une légère restriction. En effet, si le barrage opposé au gène a_F^+ était total, tous les descendants non albinos du croisement devraient être hétérozy-

gotes $a_L^+ a_L$; or, sur 21 plantes LF 16 × S 52 contrôlées, 20 se sont révélées effectivement hétérozygotes pour le caractère d'albinisme et une était parfaitement homozygote $a^+ a^+$. Ce qui correspond à la transmission du gène a_F^+ par les gamètes ♀ F_1 dans une proportion de 4,75 p. 100.

Il faut donc admettre que la disjonction observée correspond à la meilleure image possible actuellement des processus sélectifs réalisés pour ce gène chez la F_1 entre la gamétogenèse ♀ et la germination des caryopses R_1. L'interprétation de cette disjonction peut donc être représentée par le schéma suivant (fig. 47).

Nous obtenons donc pour ce caractère une pression de sélection Po = 0,93, ce qui signifie que la descendance de l'hybride F_1 LF 16 recroisé par son parent *Lolium* renferme seulement, aux erreurs d'échantillonnage près, 6,3 p. 100 (soit 15/235) de gènes *Festuca* a_F^+ au lieu des 50 p. 100 attendus.

B. — Signification génétique des résultats du recroisement par Lolium

Dans le cas du recroisement de la première génération hybride par *Lolium perenne*, la réalité des phénomènes sélectifs ne peut être mise en doute en raison de la concordance des résultats obtenus : la disparition des caractères *Festuca* dans la R_1L se manifeste extrêmement nettement pour l'ensemble des caractères qualitatifs et quantitatifs étudiés et l'importance de la pression de sélection exercée a même pu être mesurée pour un caractère monofactoriel précis. Ajoutons à ceci que l'étude de descendances de R_1L autofécondées, étude que nous poursuivons actuellement, confirme la disparition chez la R_1L des caractères *Festuca* dans leur ensemble.

D'autre part, il est évident que les facteurs essentiels de cette mortalité sélective sont en nombre limité : en effet, si ne pouvaient survivre que les combinaisons *purement* « *Lolium* », on peut affirmer qu'en raison des échanges manifestées en méiose entre les chromosomes partenaires, la rareté de telles combinaisons entraînerait une stérilité F_1 de beaucoup supérieure à celle que l'on constate en réalité.

On est ainsi conduit à considérer grossièrement l'existence de deux catégories de facteurs héréditaires (gènes ou blocs de gènes) dans l'induction de cette mortalité sélective : des *facteurs indifférents* tels que peut l'être par exemple le gène d'albinisme étudié *supra*, et des *facteurs spécifiques de viabilité* en nombre limité. On peut en déduire qu'en raison des phénomènes de linkage, la pression de sélection s'exerçant sur chaque gène peut varier de 100 p. 100 pour les facteurs de viabilité proprement dits à 0 p. 100 pour les gènes indifférents situés à une distance suffisante du facteur d'incompatibilité le plus proche dans le même groupe de linkage, ou *a fortiori*, lorsque le groupe de linkage considéré ne renferme aucun facteur d'incompatibilité. Sous une autre forme, on peut dire que la pression sélective qui s'exerce sur chaque gène doit être extrêmement variable et qu'en conséquence, certains caractères *Festuca* doivent passer librement le barrage sexuel de la F_1. Puisque la R_1L correspond à un retour quasi total au *Lolium*, les gènes « *libres* » ne comprennent aucun facteur différenciant fondamentalement les deux espèces, au moins sur le plan morphologique, ce qui revient à dire que *les facteurs « spécifiques » sont tous, directement ou par linkage, impliqués dans les phénomènes sélectifs.*

Ces facteurs de viabilité ne peuvent être conçus que comme les éléments d'un ensemble génique complexe dont l'intégrité conditionne la vie soit des cellules sexuel-

les (macro- ou microspores) soit des organismes qui en sont issus par la fécondation. C'est-à-dire que leur intervention peut se manifester avant ou après la fécondation. et que les désordres susceptibles d'intervenir à une période quelconque de la vie des individus appartiennent au même groupe de phénomènes. Ils ne diffèrent des autres gènes que par la gravité de leur manifestation dans le contexte supérieur que représente la survie de l'individu et de sa descendance. Dans les limites de l'espèce, l'équilibre de ces processus physiologiques fondamentaux ne peut être troublé que par la mutation génique ou chromosomique, une telle mutation pouvant être soit éliminée soit conservée, par le jeu de la sélection naturelle, de la mutation et du hasard. De toute façon l'espèce retrouve un équilibre qui est la condition même de son existence. Mais d'une espèce à une autre, l'infrastructure fondamentale peut varier et conditionne alors la réalisation, d'abord, des hybrides, leur devenir et celui de leur descendance, ensuite.

Dans le cas des espèces *Lolium perenne* et *Festuca pratensis*, il faut admettre que les infrastructures fondamentales sont qualitativement peu différentes ou tout au moins que l'équilibre final des deux systèmes est suffisamment analogue pour que ceux-ci puissent coopérer efficacement à l'édification d'individus F_1 viables et même parfaitement vigoureux. Mais l'existence de la forte stérilité qui caractérise ces hybrides suppose que les deux systèmes diffèrent par des modalités différentes de réalisation de leur équilibre, et peut-être aussi par une répartition différente de certains éléments majeurs du système sur les chromosomes.

C. — Les mécanismes sélectifs

1° Effet maternel de sélection gamétophytique

La déviation significative des caractères quantitatifs de la R_1F, comme de la R_1L, vers le type *Lolium* est une caractéristique extrêmement importante pour l'interprétation de la divergence des deux espèces parentes. En effet, de par les modalités de leur manifestation (Mather 1949) les caractères quantitatifs ont pu être reliés à l'existence causale de gènes très nombreux, à action individuelle faible et à effet cumulatif, distribués de façon plus ou moins homogène sur l'ensemble des chromosomes. Par conséquent, il est probable que la déviation unilatérale constatée dans les deux sens du recroisement de l'hybridation étudiée ici correspond à un processus d'ensemble affectant une certaine proportion des chromosomes représentés chez l'hybride F_1.

Or, si les phénomènes sélectifs dont l'existence a pu être mise en évidence *supra* résultaient seulement d'interactions géniques déséquilibrées à l'intérieur des gamétophytes ou des sporophytes, on devait observer une symétrie des résultats des recroisements par *Lolium* et *Festuca*. L'asymétrie constatée, correspondant à la *disparition des gamètes ♀ de type Festuca dans les deux sens du recroisement* doit donc provenir d'une intervention extérieure aux structures nucléaires gamétophytiques ou sporophytiques. On peut alors envisager l'existence d'une interaction entre certaines propriétés du milieu intérieur maternel et certaines réactions géniques complémentaires des cellules gamétophytiques ou sporophytiques.

Ces propriétés du milieu intérieur maternel pourraient être indépendantes du

génotype maternel et correspondre alors aux phénomènes d'*hérédité cytoplasmique* décrits dans un certain nombre de cas particuliers (cf. Caspari 1948). Mais ce mécanisme suppose fondamentalement l'existence de différences entre hybrides réciproques. Or, d'après les premières observations que nous avons effectuées sur les hybrides F_1 *Festuca pratensis* ♀ × *Lolium perenne* ♂ et sur leurs descendants, le sens du croisement initial paraît sans répercussion sur les caractères observés.

Par contre, les déviations constatées pourraient s'expliquer par un processus analogue à ceux qui ont été supposés dans les cas de *prédétermination* ou d'*effet maternel*. Une substance maternelle d'origine génique transmise par le cytoplasme oriente unilatéralement le phénotype des descendants. L'exemple d'*Ephestia kühniella* (Caspari 1936) a été particulièrement approfondi, la substance transmise ayant été déterminée. Mais on peut aussi rapprocher de ce mécanisme de pigmentation les phénomènes décrits chez *Limnea peregra* (sens d'enroulement de la coquille), *Bombyx mori* (forme des œufs), *Primula* (phénomènes d'auto-incompatibilité liés à l'hétérostylie.)

Une telle modalité d'action maternelle s'intègre parfaitement dans le cadre de nos observations en permettant de supposer qu'une intervention particulière des génotypes *Lolium* et *Festuca* juxtaposés dans l'hybride F_1 entraîne l'existence de réactions incompatibles avec la vie dans les gamétophytes de type *Festuca*.

Mais il est vraisemblable que cette intervention se superpose à une autre cause de mortalité gamétophytique plus répandue chez les hybrides interécospécifiques tels que *Primula floribunda* × *P. verticillata* (Newton et Pellew 1929) ou *Galeopsis pubescens* × *G. speciosa* (Müntzing 1930). On a en effet admis de façon très générale comme l'a supposé Peto (*l. c.*) pour les hybrides *Lolium perenne* × *Festuca pratensis* que la stérilité de tels hybrides à méiose régulière résultait d'une répartition anarchique entre les gamétophytes des ensembles géniques parentaux (cf. Stebbins 1947, Darlington et Mather 1949). Par suite des disjonctions aléatoires réalisées en méiose, la plupart des combinaisons gamétophytiques formées sont hybrides, très fortement déséquilibrées, et létales. La probabilité d'obtenir des combinaisons équilibrées, *a priori* identiques à celles des espèces parentes, est d'autant plus faible que le nombre de segments chromosomiques différentiels est plus grand.

2° Estimation du nombre de facteurs de viabilité gamétophytique différentiels

Il semble possible d'obtenir une estimation du nombre des facteurs sélectifs nucléaires mis en jeu dans le processus de sélection gamétophytique par l'étude comparée des fertilités hybrides aux niveaux 2n et 4n de la génération F_1. L'analyse suivante ne peut-être qu'une tentative d'approche, en raison de l'importance limitée des résultats acquis. La comparaison ne peut en effet s'appuyer que sur les données des deux hybrides LF 15 et LF 16, et devra ultérieurement, en raison notamment de la variation des fertilités polliniques, englober de nouveaux couples F_1 $2n$-$4n$.

Sur la base des hypothèses précédentes et *si la viabilité des microspores est conditionnée par l'existence d'une série complète de facteurs différentiels indépendants*,

de l'une ou l'autre espèce, soit ABC... M,*abc*... *m*, on obtient au niveau diploïde les résultats donnés dans le tableau suivant :

Hybride $2n$	Nbre de couples m	Catégories gamétophytiques	Viabilité qualitative	Viabilité quantitative
A*a*	1	A et *a*	+	100 %
A*a* B*b*	2	AB et *ab* A*b* et *a*B	+ —	50 %
A*a* B*b* C*c*	3	ABC et *abc* AB*c* et *ab*C A*b*C et *a*B*c* *a*BC et A*bc*	+ — — —	25 %

Les pourcentages de viabilité gamétophytique sont alors donnés par la formule $(1/2)^{m-1}$ et l'on obtient deux catégories de formules gamétophytiques viables : *Lolium* ou *Festuca* homogènes pour les facteurs différentiels.

Au niveau tétraploïde, dans les même conditions de viabilité gamétophytique, on obtient, pour un couple factoriel, les combinaisons suivantes :

1 AA
4 A*a*
1 *aa*
6

Pour m couples les combinaisons viables issues des formules AA et *aa* du premier couple sont égales à

$$2 \times \frac{1}{6}\left(\frac{5}{6}\right)^{m-1}. \qquad \text{(I)}$$

Le nombre de combinaisons viables issues de la combinaison initiale A*a* est donné par le tableau suivant, en totalisant par colonne :

$m =$	1	2	3	4	etc...
	$\frac{4}{6}$	$\times \frac{2}{6}$	$\times \frac{5}{6}$	$\times \frac{5}{6}$	
		$\times \frac{4}{6}$	$\times \frac{2}{6}$	$\times \frac{5}{6}$	
			$\times \frac{4}{6}$	$\times \frac{2}{6}$	
				$\times \frac{4}{6}$	
soit	$\frac{4}{6}$	$\frac{24}{36}$	$\frac{136}{216}$	$\frac{744}{1\,296}$	etc...

(II)

La somme des produits (I) et (II) permet d'obtenir les pourcentages de viabilité théorique des gamétophytes diploïdes suivant que 1, 2, 3,... m facteurs sont en jeu.

Dans ces conditions, les fertilités polliniques qu'on peut attendre aux niveaux $2n$ et $4n$ sont données, en fonction du nombre de facteurs en cause, dans le tableau suivant :

$m =$	1	2	3	4	5	6	7	8
F_1 $2n$	100	50	25	12,5	6,25	3,12	1,56	0,78
F_1 $4n$	100	94,1	86,1	76,7	67,2	58,2	49,9	42,6

Mais en raison des éliminations sélectives constatées *supra*, il convient d'ajouter aux conditions précédentes l'élimination d'une combinaison parentale. On aboutit ainsi au tableau définitif suivant :

m =	1	2	3	4	5	6	7	8
F_1 $2n$	50	25	12,5	6,25	3,12	1,56	0,78	0,39
F_1 $4n$	88,3	69,4	57,8	48,2	40,1	33,4	27,8	23,2

Nous pouvons comparer les couples de valeurs obtenus dans le dernier tableau aux fertilités polliniques moyennes établies sur l'ensemble des nos hybrides aux niveaux $2n$ et $4n$.

Au niveau $2n$, nous obtenons une moyenne générale de *0,92* et au niveau $4n$ cette moyenne passe à *32,5*. Rapportées au tableau des disjonctions théoriques, ces deux valeurs se correspondent très étroitement et se situent entre les fertilités théoriques obtenues dans les hypothèses de 6 et 7 facteurs. Un tel accord des fertilités observées peut n'être qu'une coïncidence mais semble cependant confirmer les hypothèses ayant servi de base aux calculs théoriques. Par ailleurs, il est intéressant de remarquer que ces résultats nous mettent en présence d'un nombre de facteurs indépendants proche du nombre haploïde des deux espèces parentes ($n = 7$) et qu'il lui reste inférieur ou égal. Une telle différenciation fondamentale aurait-elle affecté systématiquement *chacun* des chromosomes ? Existe-t-il une relation entre ces facteurs de nature indéterminée et les modifications responsables de la différenciation morphologique de *chacun* des chromosomes homologues des deux espèces ?

Cependant, en raison des fluctuations importantes constatées dans le relevé des fertilités polliniques de chaque plante, il serait prématuré de conclure de ces résultats à l'existence effective de 6 ou 7 facteurs tels que nous les avons envisagés. La présence constante, chez les individus appartenant aux espèces parentes, d'une proportion toujours sensible, parfois importante, de grains de pollen avortés, permet de supposer que les fertilités polliniques relevées chez les hybrides sont inférieures dans l'ensemble aux valeurs théoriques correspondant à la disjonction des seuls facteurs différentiels supposés, d'autant plus que chez les tétraploïdes s'ajoute à ces causes de stérilité l'existence de disjonctions chromosomiques déséquilibrées reconnues depuis longtemps et dont nous avons montré ici l'importance. Si donc nous acceptons provisoirement les conclusions ici discutées, il est probable que le nombre des facteurs en jeu est en fait inférieur ou égal à 6 plutôt qu'à 7.

3° Deuxième conséquence des caractères de la R_1 : sélection sporophytique

Nous avons établi que, selon toute probabilité, les gamètes ♀ F_1 transmettent à la R_1F un certain nombre de caractères du parent *Festuca* qui n'existent pas dans la R_1L : disjonctions de caractères de type qualitatif à quoi nous devons ajouter un certain nombre de résultats (non introduits dans ce travail, parce qu'encore incomplets) acquis par l'autofécondation de plantes R_1L et qui montrent que la disparition dans cette génération de recroisement des caractères *Festuca* ne résulte pas d'un simple phénomène de récessivité. Il est donc nécessaire de supposer l'existence d'un deuxième processus sélectif, sporophytique celui-ci, qui se superpose au premier en effectuant un choix parmi les macrospores viables, au moment de la fécondation ou au cours du développement embryonnaire.

L'étude de la fertilité ♀ diploïde ou assimilée (cas de recroisements par *F. arundinacea*) des hybrides F_1 a montré l'existence d'une variation quantitative nette suivant que le recroisement est effectué par l'une ou l'autre des espèces parentes ou encore par *Festuca arundinacea*. Cette observation est déjà en elle-même une forte présomption de mortalité sélective des sporophytes formés mais il est remarquable que ces variations de fertilité prennent tout leur sens dans le cadre de l'ensemble des hypothèses jusqu'ici avancées.

Si l'on suppose que la viabilité des sporophytes issus de la pollinisation de la F_1 est liée à l'existence d'un équilibre entre certain facteurs, *différents* et *relativement indépendants* des facteurs de viabilité gamétophytique, la structure réalisée dans le gamète disjonctionnel devant être celle de l'espèce pollinisatrice, il est évident que la fréquence des gamètes F_1 en équilibre « *Festuca* » sera plus réduite que celle des gamètes en équilibre « *Lolium* » du fait même de la sélection gamétophytique préalable. Étant donné l'importance de cette sélection estimée d'après les fertilités polliniques, la sélection sporophytique doit faire intervenir un nombre de facteurs très limité pour ne pas entraîner une stérilité ♀ F_1 supérieure aux valeurs observées (cf. tableaux 12 et 20).

La fertilité relativement élevée des hybrides F_1 recroisés par *Festuca arundinacea* (chapitre V B3 et figure 46) correspondant à un masquage des déséquilibres sporophytiques par un apport mâle triploïde représenterait alors la quasi-totalité des ovules ayant franchi le cap de la sélection gamétophytique et peut être considérée comme une approximation de la fertilité ovulaire vraie.

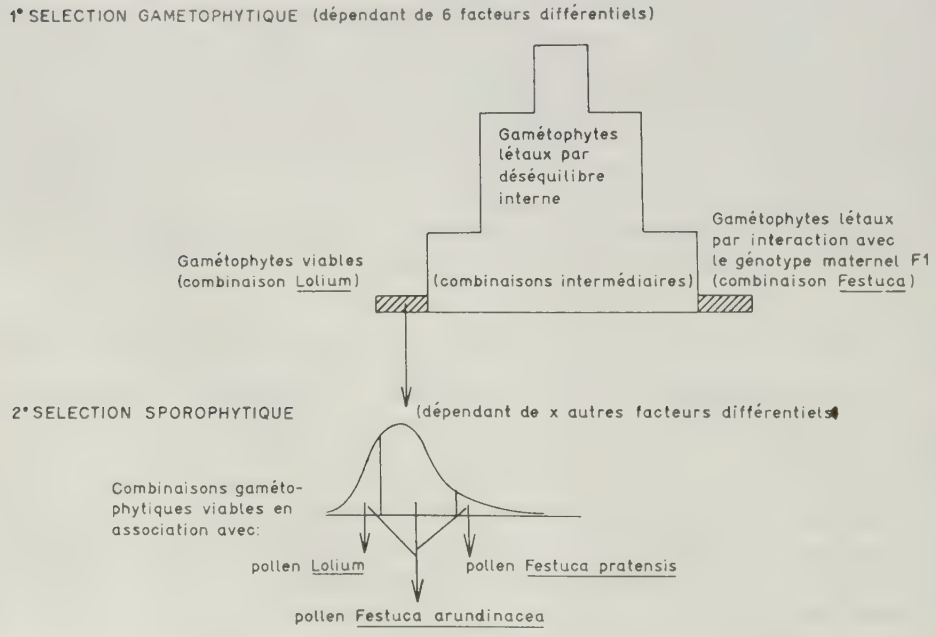


FIG. 48. — *Schéma du mécanisme hypothétique de la sélection génétique observée chez les hybrides F_1* Lolium perenne *L.* × Festuca pratensis *Huds*

4° Nous aboutissons ainsi à la représentation schématique de l'ensemble des phénomènes sélectifs que nous avons été conduit à postuler pour expliquer les caractères présentés par la génération de recroisement (fig. 48).

Nous avons admis que la viabilité gamétophytique était liée d'une part à la présence dans les gamétophytes F_1 haploïdes de 6 facteurs de viabilité *Lolium* indépendants, et d'autre part à l'existence d'un effet maternel entraînant la disparition de la catégorie *Festuca* correspondante. Les gamètes viables sont ensuite sélectionnés au niveau sporophytique en fonction de leur adaptation au complément haploïde du parent mâle : architecture *Lolium* en recroisement avec *Lolium*, architecture *Festuca* en recroisement par *Festuca pratensis*, architecture indifférente en recroisement par *Festuca arundinacea*. On notera qu'en conséquence de la sélection gamétophytique les gamètes viables de type *Lolium* sont plus fréquents que leurs homologues *Festuca*.

VIII. — RÉCAPITULATION ET CONCLUSION

A. — Rappel des principaux résultats

L'ensemble des résultats obtenus présente un certain nombre de caractéristiques remarquables dont la confrontation s'impose, en vue de la recherche d'une synthèse explicative, au moins provisoire.

1° Chromosomes

Les caryogrammes que nous avons établis montrent que si, dans les limites de la technique utilisée, on relève l'absence de différence morphologique entre certains chromosomes de la même espèce (*c* et *d* de *Lolium*, *e*, *f* et *g* de *Festuca*), il est cependant possible d'identifier chez l'hybride F_1 chacun des apports parentaux. L'hétéromorphisme des chromosomes des deux espèces est donc important et cependant, comme l'avait déjà montré Peto, l'appariement des deux génomes est parfaitement satisfaisant. Toutefois se manifeste chez l'hybride une très légère asyndèse, statistiquement significative, qui entraîne la formation de trisomiques en R_1 et ne semble pas, d'après la seule analyse des méioses amphidiploïdes, correspondre à une hybridité structurale cryptique. La méiose $4n$ est en effet celle d'un autotétraploïde, sans appariements préférentiels décelables, avec conservation de la faible asyndèse des F_1 diploïdes.

La constance des ponts d'inversion semblerait indiquer l'existence d'une petite inversion différentielle fondamentale entre les deux espèces, mais la fréquence de ces remaniements à l'intérieur des espèces parentes leur retire ici toute signification particulière. L'observation d'anomalies liées à une mauvaise terminalisation paraît avoir une importance plus grande. Ces anomalies pourraient en effet révéler la présence de segments différentiels dans le voisinage immédiat du centromère d'un nombre de chromosomes encore indéterminé. Ces arrêts de terminalisation peuvent entraîner des ruptures chromosomiques et l'apparition de fragments en R_1.

Il faut aussi remarquer que les plantes F_1 forment régulièrement des ovules non réduits donnant naissance, en proportion plus importante chez la R_1L que chez la R_1F, à des plantes triploïdes.

2° Fertilités

Nos résultats confirment ceux déjà signalés par les auteurs ayant abordé le sujet (notamment Jenkin et Reusch déjà cités). Les plantes F_1 présentent une fertilité mâle et femelle extrêmement réduite, cette dernière se trouvant de plus modifiée par l'espèce pollinisatrice : plus élevée par *Lolium perenne* que par *Festuca pratensis* et plus importante encore par l'espèce hexaploïde *Festuca arundinacea*. Le doublement chromosomique de la F_1 entraîne un relèvement sensible de la fertilité.

La R_1L manifeste un retour immédiat à la fertilité parentale, à quelques exceptions près, tandis que la R_1F présente une androstérilité identique à celle de la F_1 avec, en outre, apparition de plantes à étamines abortives. La fertilité femelle R_1F correspond à un grainage extrêmement variable d'une plante à l'autre, au plus égal à celui de la F_1, souvent nul, mais dans tous les cas la germination des caryopses obtenus en fécondation libre est presque nulle.

3° Caractères morphologiques et physiologiques

Nous avons approfondi la divergence morphologique des deux espèces parentes et classé les caractères différentiels observés en fonction de leur stabilité intra-spécifique et de leur valeur distinctive. Les hybrides F_1 sont intermédiaires entre les parents mais manifestent cependant la dominance de l'un ou l'autre parent pour certains caractères de type qualitatif (épis du *Lolium* mais plus ou moins ramifiés, présence des glumes inférieures de la Fétuque mais avec une distribution moins importante). Ce caractère de dominance partielle peut varier suivant les plantes F_1 pour certaines caractéristiques (aristation des fleurs et pédonculation des épillets). L'anthèse se produit le matin pour *Festuca pratensis*, vers midi pour *Lolium perenne* et la F_1.

La R_1L manifeste un retour immédiat au type *Lolium* (parent récurrent) avec toutefois expression de certains caractères *Festuca* : morphologiques (longueur des baguettes, longueur des glumes supérieures, ramification des épis) et physiologiques (résistance au froid, aux maladies et à la sécheresse).

Par contre, la R_1F est extrêmement variable morphologiquement : fréquemment de type F_1 (les 3 caractères quantitatifs étudiés n'en différant pas significativement) elle peut manifester un retour complet à *l'un ou l'autre* des parents. Physiologiquement cette génération de recroisement est extrêmement déséquilibrée : outre sa stérilité quasi totale et la présence d'une certaine proportion de plantes très faibles, sa résistance au froid et à la sécheresse paraît très réduite ; on y observe une asyndèse qui peut être importante, ainsi qu'une inhibition relativement fréquente des processus d'induction à la floraison. Seule la résistance à *Puccinia*, issue de *Festuca*, paraît très généralement conservée. Cette génération de recroisement par *Festuca* est donc essentiellement variable et déséquilibrée.

B. — Les interprétations

L'examen des disjonctions de caractères morphologiques dans la génération de recroisement nous a conduit à admettre l'existence de deux processus sélectifs successifs correspondant à un double filtrage des gamétophytes formés par la F_1 (figure 48).

Dans le cas des recroisements par *Lolium* les deux processus se renforcent mutuellement en provoquant une élimination massive des caractères *Festuca* et entraînent de ce fait un retour immédiat au type *Lolium*. La persistance de certains indices du croisement initial n'altère pas l'équilibre fondamental des plantes, l'homozygotie étant acquise pour les facteurs de viabilité gamétophytiques et sporophytiques.

Dans le cas des recroisements par *Festuca*, les deux processus sélectifs se contrarient, le deuxième triant dans le sens « *Festuca* » une population de gamètes préalablement sélectionnée dans le sens « *Lolium* ». Il résulte de ces processus contradictoires que les individus R_1F sont hétérozygotes pour les facteurs de sélection gamétophytique et un certain nombre de gènes introduits par linkage à la suite de ceux-ci. D'où un déséquilibre fondamental, constant et équivalent à celui de la F_1 pour ce qui est de la viabilité des gamétophytes, variable entre individus pour ce qui est des réactions physiologiques à la base de mécanismes délicats tels que la méiose, l'induction des organes reproducteurs et de façon plus générale, la vigueur. L'homozygotie des facteurs intervenant dans la viabilité sporophytique devrait par contre entraîner une augmentation de la fertilité femelle au moins en ce qui concerne les recroisements par *Festuca pratensis* ; or nous observons en fait, en fécondation libre, une réduction de cette fertilité pouvant aller jusqu'à la suppression totale. La poursuite de ce travail devra tenir compte de ce désaccord pour tenter de l'élucider.

La relation entre ces phénomènes sélectifs et la structure chromosomique est encore problématique. L'opposition constatée entre la possibilité de différencier morphologiquement *tous* les chromosomes des deux espèces et l'existence d'un appariement méiotique satisfaisant demande une analyse supplémentaire. Cependant nous avons interprété cette situation par l'existence de remaniements responsables de la différenciation morphologique situés de telle sorte que leur présence n'entraîne qu'une réduction négligeable des appariements et ne puisse se traduire par un appariement préférentiel au niveau $4n$. Jointes à l'existence de ponts de chromatine particuliers en anaphase hétérotypique, ces conditions se trouvent respectées par une localisation centromérique de ces segments, sous la condition d'un appariement primaire indéterminé ou distal.

On pourrait alors supposer qu'en raison de l'absence de crossing-over à leur niveau, ces *segments* différentiels se comportent comme les *unités* fondamentales de séparation sexuelle des deux espèces. Cette barrière sexuelle serait non pas liée à l'existence de gènes majeurs « spécifiques » responsables de la réalisation de structures vitales essentielles, mais plutôt due à ces ensembles géniques indissociables œuvrant solidairement soit dans le sens « *Lolium* » soit dans le sens « *Festuca* ». Nous retrouvons ici la notion de super-gènes introduite par Darlington et Mather (1949) et l'exemple classique des Œnothères où la différenciation spécifique s'est

concentrée dans la partie médiane des chromosomes mais où l'adjonction de translocations réciproques permet d'éviter, par la régularisation disjonctionnelle qu'elles introduisent, une mortalité gamétophytique et sporophytique considérable.

C. — Conclusion

La position relative de *Lolium perenne* L. et *Festuca pratensis* Huds. dans leur contexte évolutif paraît assez nettement définie.

Il est incontestable que ces deux groupes de plantes fréquemment sympatriques sont séparés par une barrière d'isolement extrêmement efficace dont les composantes se situent sur quatre plans différents.

1° Le décalage des heures d'anthèse est une première cause de séparation sexuelle. La floraison matinale de *Festuca pratensis* la met à l'abri des pollinisations par *Lolium perenne* qui ne commence à fleurir que 3 à 4 heures plus tard. Il semble que la pollinisation de *Lolium* par *Festuca* soit plus probable que l'inverse en raison de l'ordre de succession qui peut permettre à du pollen *Festuca* transporté par le vent d'atteindre des stigmates de *Lolium* encore vierges du pollen de leur propre espèce. Rappelons à ce sujet que ces deux espèces sont anémophiles et auto-incompatibles.

2° Lorsque le premier barrage a été franchi, c'est-à-dire lorsque la pollinisation interspécifique a pu se produire, certains phénomènes d'incompatibilité atteignant soit la croissance du tube pollinique dans le pistil, soit le développement associé de l'embryon et de l'albumen comme l'a montré Reusch (1959*b*), entraînent une probabilité très faible d'aboutissement des processus de fécondation et de maturation normale des caryopses. Nos propres résultats correspondent en effet, *en l'absence de toute compétition pollinique*, à des fertilités du croisement initial de 3 plantes F_1 pour 1 000 fleurs fécondables chez *Lolium* ♀, de 0,75 plantes F_1 pour 1 000 fleurs fécondables chez *Festuca* ♀, soit 0,54 et 0,14 p. 100 des témoins *Lolium* ou *Festuca* en pollinisation intra-spécifique. Reusch (1959*a*) a cependant pu montrer que certaines plantes *Lolium* présentaient une compatibilité inter-spécifique très forte, pouvant atteindre 25 plantes F_1 pour 100 fleurs fécondables, soit 45 p. 100 de nos témoins.

3° et 4° Les phénomènes de mortalité sélective gamétophytique et sporophytique entraînent finalement deux conséquences des plus importantes pour l'introgression réciproque des deux espèces étudiées. Tout d'abord une stérilité importante des hybrides F_1 aboutissant à la production de 1,56 et 0,97 plantes *2n* pour 100 épillets par recroisement avec *Lolium perenne* et *Festuca pratensis* respectivement : soit 0,72 et 0,45 pour cent de la normale.

Ensuite une stérilité quasi totale des plantes issues du recroisement par *Festuca* et une disparition très importante des facteurs « *Festuca* », résultant des phénomènes sélectifs précédents, dans le recroisement inverse. Les caractères spécifiques transmis sont surtout d'ordre quantitatif et se trouvent vraisemblablement très rapidement dilués dans la population locale de *Lolium perenne*.

Les caractéristiques taxinomiques fondamentales des deux espèces sont probablement liées aux structures responsables des phénomènes sélectifs que nous avons étudiés et pourraient de cette façon se trouver écartées de toute possibilité d'échanges entre les deux espèces qui conservent ainsi leur faciès propre..

La fréquence naturelle d'apparition des hybrides est une donnée difficile à estimer. Les *Festuca loliacea* Curt. des flores peuvent être effectivement, comme l'a démontré JENKIN, des hybrides F_1 entre *Lolium perenne* et *Festuca pratensis*, mais nous pensons que ces hybrides naturels sont plutôt l'indice d'une hybridation locale et ne sont pas toujours les F_1 eux-mêmes. En effet, malgré leur stérilité, la vigueur habituelle des hybrides initiaux leur confère un certain avantage individuel en matière de compétition. L'aptitude de ces plantes à survivre et la vigueur de certains de leurs produits $3n$ peut rétablir dans une certaine mesure l'équilibre sélectif en leur faveur et permettre l'installation au voisinage de la F_1 originale d'une colonie R_1L qui expliquerait l'origine des « *Festuca loliacea* » triploïdes signalés par JENKIN (1955) et l'absence de conformité qu'il relève entre les descriptions des flores et les F_1 expérimentales (cf. chapitre III A, 1°).

Comme l'a souligné REUSCH (1959*a*), l'origine des hybrides F_1 naturels peut être rapportée à l'apparition de certains individus particulièrement compatibles avec l'autre espèce.

Sur un plan purement taxinomique, *Lolium perenne* L. et *Festuca pratensis* Huds. sont incontestablement de « bonnes espèces ». Selon la classification biosystématique de CLAUSEN, KECK et HIESEY (1945), elle correspondent parfaitement à la définition d'écospecies : « Species capable of a limited exchange of genes with one another », la restriction à l'échange de gènes étant ici particulièrement importante. D'après l'analyse de leurs caractères morphologiques, STEBBINS (1956) constate que *Lolium perenne* et *Festuca pratensis* se rassemblent davantage qu'ils ne ressemblent aux autres espèces de leur genre propre et conclut : « In my opinion therefore, the genus *Lolium* is merely a section of the large and diverse genus *Festuca* ».

Nous pensons personnellement que la répartition en deux genres différents est difficile à contester, ne serait-ce qu'en raison de l'absence de définition naturelle de cette entité. Mais il est exact que certaines homologies les rapprochent considérablement : outre la profonde ressemblance chromosomique que nous avons pu mettre en évidence, les épidermes sont absolument identiques (DAVIES 1959), de même que les teneurs qualitatives et quantitatives en glucides solubles (DE CUGNAC et BELVAL 1941, MC LEOD et MC CORQUODALE 1958) et les structures foliaires elles-mêmes sont fort peu différentes, de même que la forme des lodicules et des caryopses (STEBBINS 1956). Il en résulte que leur insertion dans deux tribus différentes (PRAT 1960) paraît excessive à moins de supposer que la, ou qu'une des charnières qui relient, en toute hypothèse, ces tribus, se trouve précisément au niveau même de *Lolium perenne* et de *Festuca pratensis*, et l'on peut, en l'absence d'un intermédiaire connu, les considérer comme dérivant l'une de l'autre. *Festuca pratensis* peut alors être considérée comme l'espèce primitive, notamment par sa panicule, *Lolium perenne* en dérivant par la transformation de l'inflorescence en épi. De même l'espèce vivace *Lolium perenne* peut être considérée comme primitive par rapport aux autres espèces du genre qui évoluent progressivement vers le mode de vie annuel, la progression se réalisant successivement par *L. italicum* Braun. et *L. multiflorum* Lamk. pour aboutir à *L. rigidum* Gaud. dont le caryoptype manifeste une nouvelle évolution. Les espèces *L. remotum* Schr. et *L. temulentum* L. qui forment un groupe à part, correspondent aux formes d'évolution maximum du genre avec leur mode de reproduction autogame et leur adaptation très stricte de plantes adventices (cf. ESSAD 1954).

Les possibilités actuelles d'évolution des deux espèces *Lolium perenne* et *Festuca*

pratensis peuvent être envisagées de deux points de vue. Sur le plan de l'évolution naturelle, il semble que l'introgression puisse se réaliser dans le sens *Festuca* → *Lolium*, avec une fréquence faible mais de toute façon supérieure au sens réciproque pour les trois raisons essentielles : heures relatives de floraison qui situent les hybrides F_1 dans la période d'anthèse de *Lolium*, fertilité différentielle des deux sens du recroisement et enfin stérilité extrême des R_1F par opposition à la fertilité des R_1L. Ceci tout au moins dans le sens du croisement initial que nous avons approfondi ici et qui semble le plus probable pour deux autres raisons : ordre de succession des périodes journalières d'anthèse des deux espèces et surtout fertilités différentielles des deux sens du croisement initial. Mais ces flux introgressifs sont rares et nous avons montré que le taux d'introgression est de toute façon très faible, mais il serait encore prématuré de juger de ses conséquences possibles.

Sur le plan de l'évolution dirigée par l'Homme, évolution qui peut être infiniment plus rapide en raison de la possibilité de supprimer tous les effets de compétition gênants, il est surtout très important de connaître qualitativement l'importance des modifications physiologiques induites par ces transferts. Le problème qui se pose au sélectionneur est en effet essentiellement de savoir si tel caractère économiquement utile peut être transféré d'une espèce à une autre espèce déficiente à cet égard. La fréquence d'apparition des hybrides F_1, de même que la fréquence d'apparition du caractère recherché dans la descendance hybride est d'un intérêt secondaire qui ne concerne que la nature et l'importance des moyens à mettre en œuvre. Dans le cas particulier qui nous occupe, le problème pratique est l'introduction chez *Lolium perenne* des caractères de résistance relative à la sécheresse d'une part et de résistance aux rouilles d'autre part. *A priori*, les caractères des deux groupes de descendants correspondant aux recroisements réciproques sont favorables en ce sens que le retour au type *Festuca* est seul à correspondre à une stérilité quasi totale. Par contre, le retour au type *Lolium* est tellement rapide qu'on peut craindre la disparition totale des caracrères *Festuca* recherchés. En fait, les résultats obtenus à ce sujet permettent d'espérer un aboutissement positif autorisé par un linkage très fort mais non absolu du ou des gènes de résistance à *Puccinia* et d'un des facteurs sélectifs *Festuca*, ainsi qu'à une distribution polygénique du caractère de résistance à la sécheresse qui pourrait ainsi passer, au moins partiellement, dans la descendance du croisement par ailleurs de type purement *Lolium*.

Outre leur intérêt sur le plan fondamental de l'Évolution, l'approfondissement des recherches concernant la divergence de *Lolium perenne* et *Festuca pratensis* devrait permettre une meilleure utilisation pratique des ressources complémentaires offertes par ces deux espèces. Le présent travail a tenté de dégager un fil conducteur pour retrouver les éléments de la séparation des deux espèces en apportant d'abord de nouveaux matériaux à l'ensemble des faits déjà connus, puis en reprenant cet ensemble brut afin de mettre en place chacun des éléments du système, dégageant ainsi une certaine image des relations actuelles de ces deux graminées diploïdes. Cette image n'est encore qu'une esquisse dont certains traits pourront être modifiés ou précisés en fonction de nouvelles études portant notamment sur un échantillonnage plus abondant que celui étudié ici, nécessairement restreint, pour aboutir, dans un avenir que nous espérons proche, à une représentation solide des phénomènes évolutifs qui ont marqué ce fragment de l'ensemble complexe et particulièrement important que constituent les Graminées.

RÉSUMÉ

En vue d'approfondir les relations génétiques qui unissent les espèces *Lolium perenne L.* et *Festuca pratensis* Huds. dans le cadre d'un objectif pratique d'amélioration des plantes, les recherches présentées ici comportent dans un ordre de dépendance successive, trois parties essentielles :

1° Mise en évidence de caractères parentaux différentiels sur les plans morphologique, anatomique et chromosomique.

2° Analyse de la première génération de recroisement par *Lolium* (R_1L) et par *Festuca* (R_1F) portant sur les anomalies génétiques, chromosomiques, physiologiques et reproductrices.

3° Interprétation des phénomènes observés.

Nous avons ainsi été amené à conclure à l'existence de phénomènes sélectifs très importants, peut-être liés à une différenciation chromosomique sans répercussion majeure sur le comportement méiotique des hybrides, et entraînant une séparation sexuelle extrêmement forte de ces deux espèces dont la proximité phylétique paraît très étroite.

SUMMARY

In the outline of a practical breeding work and in order to study more closely the genetical relations between the species *Lolium perenne* L. and *Festuca pratensis* Huds., some additional studies were undertaken on three essential points :

1° Set up of differential parental characters from morphological, anatomical and chromosomal points of view.

2° Study of the genetical, chromosomal, physiological and breeding abnormalities occuring in the first generation of back-crossing the interspecific hybrids to *Lolium* (R_1L) and *Festuca* (R_1F).

3° Interpretation of the observed phenomena.

Thus we have been conducted to admit the existence of wide selective phenomenon perhaps related to a chromosomal differentiation which has no important consequences on the meiotic behaviour of the hybrids. This selection establishes an important sexual barrier between both species, the phyletic relations of which seem to be very strong.

ZUSAMMENFASSUNG

Diese Untersuchungen der genetischen beziehungen, die die Spezies *Lolium perenne* L. und *Festuca pratensis* Huds. im Rahmen der Pflanzenzüchtung verbinden, können in drei Hauptpunkten zusammengefasst werden :

1° Klarstellung der morphologischen, anatomischen und chromosomischen Verschiedenheit der Elternmerkmale.

2° Analyse der ersten Rückkreuzungsgeneration mit *Lolium* (R_1L) und *Festuca* (R_1F) auf genetische, chromosomische, physiologische und sexuelle Abnormitäten

3° Interpretation der beobachteten Erscheinungen.

So kommen wir auf die Existenz sehr wichtiger selektiver Phänomene schliessen, die vielleicht an eine chromosomische Differenzierung ohne grössere Rückwirkung auf die Meiosis der Hybriden gebunden sind, und ausserdem eine starke sexuelle Trennung dieser beiden Spezies, deren phyletische Verwandschaft ausserdem sehr eng erscheint.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDERSON E., 1949. *Introgressive hybridization.* New York, J. Wiley and Sons, 109 p.

BACH D., 1944. Cours de botanique générale. T. I. Paris, Tournier et Constans.

BEADLE G. W., 1930. Genetical and cytological studies of mendelian asynapsis in *Zea Mays*. *Cornell Univ. Agric. Exp. Sta., Memoir* **129**, 23 p.

BEADLE G. W., 1933. Further studies of asynaptic maize. *Cytologia*, **4**, 269-287.

CASPARI E., 1948. Cytoplasmic inheritance. *Adv. in genetics*, **1**, 1-66.

CLAUSEN J., KECK D. D. et HIESEY W. M., 1945. Experimental studies on the nature of species. II. Plant evolution through amphiploidy and autoploidy with examples from the Madiinae. *Publ. Carnegie Inst. Washington*, nº 564, 174 p.

CROWDER L. V., 1953. Interspecific and intergeneric hybrids of *Festuca* and *Lolium*. *J. Hered.*, **44**, 195-203.

de CUGNAC A. et BELVAL H., 1941. Recherches phylétiques sur le genre *Bromus*. IX. Glucides et affinités des Bromes et des Fétuques. *Bull. Soc. Bot. France*, **88**, 402-410.

DARLINGTON C. D., 1929. Chromosome behaviour and structural hybridity in the *Tradescantiae*. *J. Genet.*, **21**, 207-286.

DARLINGTON C. D., 1931. The cytological theory of inheritance in *Oenothera*. *J. Genet.*, **24**, 405-474.

DARLINGTON C. D., 1937 *a*. *Recent advances in cytology*. London, Churchill Ed., 2e éd., 671 p.

DARLINGTON C. D., 1937 *b*. Chromosome behaviour and structural hybridity in the *Tradescantiae*. II. *J. Genet.*, **35**, 259-280.

DARLINGTON C. D., 1941. Polyploidy, crossing-over and heterochromatin in *Paris*. *Ann. Bot.*, n. s., **5**, 203-216.

DARLINGTON C. D. et LA COUR L. F., 1947. *The handling of chromosomes*. G. Allen and Unwin Ltd., London, 180 p, 2e éd.

DARLINGTON C. D. et MATHER K., 1949. *The elements of genetics*. London, G. Allen and Unwin Ltd., 446 p.

DAVIES I., 1959. The use of epidermal characteristics for the identification of grasses in the leafy stage. *J. Brit. Grassl. Soc.*, **14**, 7-16.

DOBZHANSKY T., 1941. *Genetics and the origin of species*. New York, Columbia Univ. Press, 446 p.

DUVAL-JOUVE J., 1875. Histotaxie des feuilles de Graminées. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, n. s., **1**, 294-371.

ESSAD S., 1954. Contribution à la systématique du genre *Lolium*. *Ann. Amélior. Plantes*, **4**, 325-351.

ESSAD S., 1956. Analyse cytogénétique de deux amphidiploïdes *Lolium perenne* L. × *Festuca pratensis* Huds. *C. R. Acad. Sci.*, **243**, 670-672.

ESSAD S., 1957. La polyploïdie et ses aspects évolutifs en relation avec l'amélioration des plantes. *Ann. Amélior. Plantes*, **7**, 199-226.

ESSAD S., 1961. Les possibilités évolutives de l'hybridation *Lolium perenne* L. × *Festuca pratensis* Huds. *Ann. Génét.*, **2**, 41-46.

FAVORSKII N. V., 1927. Vergleichende karyologische Untersuchung einiger Arten von *Lolium*. *Planta* **3**, 282-291.

GATES R. R., 1942. Nucleoli and related nuclear structures. *Bot. Rev.*, **8**, 337-409.

GRANT V., 1952. Cytology of the hybrids *Gilia millefolia* × *G. achilleafolia*. I. Variations in meiosis and polyploidy rate as affected by nutritional and genetic conditions. *Chromosoma*, **5**, 372-390.

HACKEL E., 1881. *Monographia Festucarum europearum*. Paris.

HERTZSCH W., 1960. Kreuzungen innerhalb der Gattung *Festuca* und zwischen den Gattungen *Festuca* und *Lolium*. B. Kreuzungen von di- und tetraploidem *Festuca pratensis* mit *Festuca arundinacea* und *Festuca rubra* und von di- und tetraploidem *Festuca pratensis*, *Festuca arundinacea* und *Festuca rubra* mit *di-* und tetraploidem *Lolium perenne* und *Lolium multiflorum*. *Z. für Pflanzenz.*, **44**, 301-318.

HSIEH S. C. et OKA H. I., 1958. Cytological studies of sterility in hybrids between distantly related varieties of rice, *Oryza sativa*. *Jap. J. Genet.*, **33**, 73-80.

HUSNOT T., 1896-1899. *Graminées*. Husnot T. éd.

HYDE B. B., et PALIWAL R. L., 1958. Studies on the role of cations in the structure and behavior of plant chromosomes. *Amer. J. Bot.*, **45**, 433-438.

JENKIN T. J., 1933. Interspecific and intergeneric hybrids in herbage grasses. I. Initial crosses. *J. Genet.*, **28**, 205-264.

JENKIN T. J., 1955. Interspecific and intergeneric hybrids in herbage grasses. XVI. *Lolium perenne* and *Festuca pratensis* with references to *Festuca loliacea*. *J. Genet.*, **53**, 379-441.

JOHNSON L. P. S., 1938. Hybridation of *Triticum* and *Agropyrum*. IV. Further crossing results and studies on the F_1 hybrids. *Can. J. Res.*, **16**, 417-444.

KAGAWA F., 1929. A study of the phylogeny of some species in *Triticum* and *Aegilops*, based upon the comparison of the chromosomes. *J. Coll. Agric. Tokyo*, **10**, 173-228.

MCKEY J., 1954. Neutron and X-Ray experiments in wheat and a revision of the speltoid problem. *Hereditas*, **40**, 65-180.

KNOLL J., 1929. Künstliche Kreuzung von Gräsern und die Erkennung von Gräserbastarden an der Anatomie ihres Blattquerschnittes. *Pflanzenbau*, **5**, 250-255.

KOLLER P. C. et DARLINGTON C. D., 1934. The genetical and mechanical properties of the sex chromosomes. I. *Ratus norvegicus* ♂. *J. Genet.*, **29**, 159-173.

LAMM R., 1936. Cytological studies in inbred rye. *Hereditas*, **22**, 217-240.

LARTER L. N. H., 1932. Chromosome variation and behaviour in *Ranunculus* L. *J. Genet.*, **26**, 255-283.

MCLEAN R. C. et COOK W. R., 1941. *Plant Science Formulae*. London, McMillan Co.

MCLEOD A. M. et MCCORQUODALE H., 1958. Trisaccharides of *Lolium* and *Festuca*. *Nature*, **172**, 815-816.

LEVAN A., 1942. Studies on the meiotic mechanism of haploid rye. *Hereditas*, **23**, 177-211.

MARQUARDT H., 1948. Das Verhalten röntgeninduzierter Vierringe mit grossen interstitiellen Segmenten bei *Oenothera Hookeri*. *Z. für Vererb.*, **82**, 415-429.

MATHER K., 1936. The determination of position in crossing-over. I. *Drosophila melanogaster*. *J. Genet.*, **33**, 207-235.

MATHER K., 1937. The determination of position in crossing-over. II. The chromosome length chiasma frequency relation. *Cytologia, Fujii Jub. vol.*, 514-526.

MATHER K., 1940. The determination of position in crossing-over. III. The evidence of metaphase chiasmata. *J. Genet.*, **39**, 205-223.

MÜNTZING A., 1930. Outlines to a genetic monograph of *Galeopsis Tetrahit*. *Hereditas*, **13**, 185-341.

MÜNTZING A., 1932. Cytogenetic investigations on synthetic *Galeopsis Tetrahit*. *Hereditas*, **15**, 105-154.

NAVASHIN M., 1934. Chromosome alterations caused by hybridization and their bearing upon certain general genetic problems. *Cytologia*, **5**, 169-203.

NEWTON W. C. F. et PELLEW C., 1929. *Primula kewensis* and its derivatives. *J. Genet.*, **20**, 405-466.

PATHAK G. N., 1940. Studies in the cytology of cereals. *J. Genet.*, **39**, 437-467.

PEE-LABY E., 1898. Etude anatomique de la feuille des Graminées de la France. *Ann. Sci. Nat., Bot.*, 8e série, **8**, 227-346.

PETO F. H., 1933. The cytology of certain intergeneric hybrids between *Festuca* and *Lolium*. *J. Genet.*, **28**, 113-156.

POOLE C. F., 1931. The interspecific hybrid *Crepis rubra* × *foetida* and some of its derivatives. *Univ. Calif. Publ. Agric. Sci.*, **6**, 169-200.

PRAT H., 1960. Vers une classification naturelle des Graminées. *Bull. Soc. Bot. France*, **107**, 32-79.

RAMAER H., 1935. Cytology of *Hevea*. *Genetica*, **17**, 193-236.

RANCKEN G., 1934. Zytologische Untersuchungen an einigen wirtschaftlich wertvollen Wiesengräsern, mit besonderer Berücksichtigunge von strukturellen Abweichungen in dem Chromosomenkomplement. *Acta Agral. Fennica*, **39**, 1-96.

REUSCH J. D. H., 1959 *a*. The nature of the genetic differentiation betwen *Lolium perenne* and *Festuca pratensis*. *South Afr. J. Agric. Sci.*, **2**, 271-283.

REUSCH J. D. H., 1959 *b*. Embryological studies on seed development in reciprocal crosses between *Lolium perenne* and *Festuca pratensis*. *South Afr. J. Agric. Sci.*, **2**, 429-445.

RILEY R. et CHAPMAN V., 1958. Genetic control of the cytologically diploid behaviour of hexaploid wheat. *Nature*, **182**, 713-715.

RILEY R., CHAPMAN V. et KIMBER G., 1959. Genetic control of chromosome pairing in intergeneric hybrids with wheat. *Nature*, **183**, 1244-1246.

ROUY G., 1913. *Flore de France*. Tome XIV, E. Deyrolle, Paris.

SEARS E. R. et OKAMOTO M., 1958. Intergenomic chromosome relationships in hexaploid wheat. *Proc. Xth Intern. Congress Genet.*, **2**, p. 258.

SHARMAN B. C., 1942. Developmental anatomy of the shoot of *Zea Mays L.* *Ann. Bot.*, **6**, 245-282.

SOPER K., 1956. The developmental anatomy of perennial ray-grass (*Lolium perenne* L.). *N. Z. J. Sci.* and *Technol.*, A, **37**, 484-504.

STEBBINS G. L., 1945. The cytological analysis of species hybrids. *Bot. Rev.*, **11**, 463-486.

STEBBINS G. L., 1947. Types of polyploids : their classification and significance. *Adv. in Genet.*, **1**, 403-429.

STEBBINS G. L., 1950. *Variation and evolution in plants*. New York, Columbia Univ. Press, 643 p.

STEBBINS G. L., 1956. Taxonomy and the evolution of genera with special references to the family Gramineae. *Evolution*, **10**, 235-245.

TOGBY H. A., 1943. A cytological study of *Crepis fuliginosa*, *C. neglecta* and their F_1 hybrid, and its bearing on the mechanism of phylogenetic reduction in chromosome number. *J. Genet.*, **45**, 67-110.

UPCOTT M. B., 1940. The nature of tetraploidy in *Primula kewensis*. *J. Genet.*, **39**, 79-100.

WILSON J. Y., 1959 *a*. Chiasma frequency in relation to temperature. *Genetica*, **29**, 290-303.

WINKLER H., 1938. Ein interessanter Fund von wildwachsendem *Lolium perenne* L. nebst einem aus demselben erhaltenen, spontanen Bastard mit *Festuca pratensis* Huds. (= *F. loliacea* Curt.) in der Provinz Angermanland in Nordschweden. *Avec appendice de* ÅKERBERG E. — The chromosome numbers in the hybrid and its parents. *Bot. Not.*, 440-457.

WIT F., 1959. Hybrids of ryegrasses and meadow fescue and their value for grass breeding. *Euphytica*, **8**, 1-12.

YAMAMOTO Y., 1934. Reifungsteilung bei einer asynaptische Pflanze von *Rumex acetosa* L. *Bot. and Zool.*, **2**, 1160-1168.

YAO S. Y., HENDERSON M. T. et JODON N. E., 1958. Cryptic structural hybridity as a probable cause of sterility in intervarietal hybrids of cultivated rice, *Oryza sativa* L. *Cytologia*, **23**, 46-55.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

LES LIMITATIONS DE LA RECOMBINAISON CHEZ LES HYBRIDES

VU ET APPROUVÉ :
Orsay, le 5 juin 1962
Le Doyen de la Faculté des Sciences,
Marc ZAMANSKY

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :
Le Recteur de l'Académie de Paris,
Jean ROCHE

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 10-11-1962.

Dépôt légal : 4e trimestre 1962. *N° d'impression : 738.*